



Universidade Estadual de Campinas  
Instituto de Biologia  
Departamento de Zoologia – Mestrado em Ecologia

Dissertação de mestrado

**Estudos comportamentais de *Paryphthimoides phronius*  
(Lepidoptera: Satyrinae)**

Paulo Enrique Cardoso Peixoto

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Campinas/2005



Banca Examinadora

Prof Dr. Woodruff Whitman Benson

---

Assinatura

Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior

---

Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

---

Assinatura

Prof Dr. Arício Xavier Linhares

---

Assinatura

Campinas, 09/02/2005

# Agradecimentos

Escrever os agradecimentos foi uma etapa da dissertação que me deu um grande prazer, pois nesta parte posso deixar registrado para meus amigos e pessoas que me ajudaram o quanto elas são importantes para mim. Entretanto, este tópico certamente foi o que mais tive dificuldade de escrever e sem nenhuma dúvida, o mais confuso! Prova disto é que este primeiro parágrafo foi o último a ser escrito!

Mas dando início ao obrigados, gostaria de agradecer a Deus, não apenas por esta dissertação, mas pela minha crença e por tudo que tem acontecido comigo! Em seguida preciso agradecer aos meus pais, Zé Peixoto e Dona Márcia, pelo amor incondicional e por me mostrarem os prazeres do estudo, sempre me incentivando e dando apoio, seja emocional ou financeiro e ao meu irmão Erivelton, por ter atuado como um exemplo profissional que eu sempre procurei seguir. Não posso deixar de mencionar a parte da minha família que nunca deixou de me incentivar: Tia Vera, Fatinha, Rosiane, Tia Arminda, Tia Date e Tio Francisco.

Agora gostaria de agradecer a todos os meus amigos, mas desde já admito que esta parte é falha, pois eu nunca conseguirei expressar de forma clara o quanto cada um deles foi e ainda é importante para mim. Começando pelos eternos amigos do Laboratório de Ecologia Quantitativa de Viçosa preciso agradecer a todos vocês, que mesmo morando em estados diferentes, continuaram sempre próximos! Flavinha que apesar das “sumidinhas”, nunca deixou de me ouvir ou de demonstrar que sua amizade ainda é a mesma! Marília, amiga eterna! Sempre passamos pelas mesmas fases juntos! Marquinhos valeu pela amizade, pelos ouvidos e principalmente, pela absoluta calma que você me passa. Não sei como, mas você continuava tranquilo mesmo estando no segundo ano de mestrado e ainda não ter decidido o tema da dissertação! Fadini, esse foi ótimo pra me mostrar exatamente o lado oposto do Marquinhos, mesmo com meses e meses de campo já feito e dados para escrever umas três dissertações, ainda continua desesperado achando que não vai

conseguir escrevê-la! Henrique e Dana, eu até pensei em agradecer aos dois separadamente, mas num dá, não consigo imaginar vocês dois separados! Valeu por continuarem por perto e por me mostrarem outras visões de mundo! Maria, uma grande amiga! Com exceção dos torresmos, sempre me ouviu! Pedrinho por me mostrar que o mundo ainda tem salvação e pelas lições de moral! Daniela, certamente foi uma das pessoas mais importantes durante a avaliação da minha monografia, pode ter certeza de que muitas das suas críticas estão sendo usadas neste trabalho! Anderson, pelo exemplo profissional e pela paciência por me ouvir nos momentos finais desta dissertação! Paulo De Marco, enrolado demais, mas um grande amigo e um exemplo que procuro seguir! Obrigado pela amizade, pelas oportunidades e pela formação durante a graduação sem a qual eu certamente não estaria aqui hoje.

Também preciso agradecer aos novos e grandes amigos que fiz em Campinas: Natália e Cal(u) pelas crises de “não vou ter tese”, pela paciência por me agüentar, pelos puxões de orelha, por me chamarem de neurótico e principalmente, pela amizade de vocês que foi tão importante pra mim desde que saí de Minas. Alessandra (mamãe!) pelo carinho, pelas conversas, pela amizade, pelos livros e pelo bom humor quase inabalável! Leandro e Franklin pelas baladas (afinal ninguém é de ferro)! Barro (Renato) e Daniel, por me receberem tão bem na república e por, aos poucos, se tornarem bons amigos pelos quais tenho profundo respeito! As meninas da dança Camila, Ludimila, Ana Carolina, Aninha, Poliana (musa negra!), Marcela e Letícia. Obrigado pelas loucuras durante as aulas de balé contemporâneo e por me mostrarem que eu posso me preocupar com outras coisas além da dissertação!

Não posso me esquecer do amigão André Baêta pela grande amizade, por me fazer arriscar tantas coisas (obviamente tornando a vida mais divertida) e pela coragem que sempre me passou. E finalmente, um agradecimento especial ao Adriano Corrêa, pelo ânimo, pela companhia, pela preocupação constante e por me ajudar em praticamente todos os aspectos nos últimos meses do mestrado!

Quero agradecer especialmente ao meu orientador “Professor Benson” pela fundamental ajuda durante esta dissertação, pela preocupação, pelos ensinamentos, discussões e por participar com tanto empenho na minha formação acadêmica.

E por falar em professores, agradeço ao Bakú (André Victor Freitas), por ter me ajudado em todos os momentos desta dissertação, principalmente, no meu início conturbado na UNICAMP, a Christiane Holvorcem, por ter feito com excelência o intermédio entre os meus interesses e os interesses da direção da reserva de Santa Genebra onde coletei meus dados e ao professor Arício Xavier por ter me fornecido apoio com as estufas e com algumas das idéias iniciais. A todos vocês, muito obrigado por tudo!

Gostaria de agradecer aos membros da pré-banca, André Victor Lucci Freitas, Arício Xavier e Paulo De Marco pelos comentários e ao Cláudio Patto pelas excelentes fotos das borboletas que estudei. À reserva de Santa Genebra por ceder um local para o desenvolvimento desta dissertação, a CAPES pela bolsa de mestrado e ao IPÊ (Instituto de Pesquisas Ecológicas) pelo II Curso Latino-Americano de Ecologia Quantitativa (Bioestatística) Aplicada a Biologia da Conservação que me ajudou muito nas análises finais deste trabalho.

# Índice

Agradecimentos.....	iv
Índice de Figuras.....	ix
Índice de Tabelas.....	xiii
Resumo.....	xiv
Abstract.....	xvii
Introdução geral.....	1
Literatura Citada.....	11
<b>Capítulo 1.</b> Variação Comportamental durante o dia e sua relação com a temperatura em duas espécies de satiríneos neotropicais.....	21
Introdução.....	21
Metodologia.....	24
Resultados.....	27
Discussão.....	53
Literatura Citada.....	56
<b>Capítulo 2.</b> Variação sazonal e influência de características ambientais sobre a escolha de territórios em <i>Paryphtimoides phronius</i> (Lepidoptera: Satyrinae).....	62
Introdução. ....	62
Metodologia.....	64
Resultados.....	68
Discussão.....	82
Literatura Citada.....	86

**Capítulo 3.** Disputas territoriais entre machos de *paryphtimoides phronius* (Lepidoptera:

Satyrinae).....	92
Introdução.....	92
Metodologia.....	96
Resultados.....	103
Discussão.....	120
Literatura Citada.....	125
Conclusões finais e perspectivas futuras.....	130
Literatura Citada.....	136



# Índice de Figuras

Figura 1. Macho de <i>Paryphtimoides phronius</i> .....	10
Figura 1.1. Relação entre a abundância média de machos de <i>P. phronius</i> por parcela e a temperatura na área 1 durante a estação seca.....	29
Figura 1.2. Relação entre a abundância média de machos de <i>P. phronius</i> por parcela e a temperatura na área 1 durante a estação chuvosa.....	30
Figura 1.3. Relação entre a abundância média de machos de <i>P. phronius</i> por parcela e a temperatura na área 2 durante a estação seca.....	31
Figura 1.4. Relação entre a abundância média de machos de <i>P. phronius</i> por parcela e a temperatura na área 2 durante a estação chuvosa. ....	32
Figura 1.5. Inferência por intervalo de confiança dos coeficientes angulares das regressões entre a abundancia de machos de <i>P. phronius</i> e temperatura em cada área e época de estudo. Barras indicam o limite de 95% de confiança.....	33
Figura 1.6. Relação entre a abundância média de indivíduos de <i>H. hermes</i> por parcela e a temperatura durante a estação seca.....	35
Figura 1.7. Relação entre a abundância média de indivíduos de <i>H. hermes</i> por parcela e a temperatura durante a estação chuvosa.....	36
Figura 1.8. Abundância média de machos de <i>P. phronius</i> em relação à temperatura ao longo do dia na área 1 durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	39

Figura 1.9. Abundância média de machos de <i>P. phronius</i> em relação à temperatura ao longo do dia na área 1 durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	40
Figura 1.10. Abundância média de machos de <i>P. phronius</i> em relação à temperatura ao longo do dia na área 2 durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	41
Figura 1.11. Abundância média de machos de <i>P. phronius</i> em relação à temperatura ao longo do dia na área 2 durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	42
Figura 1.12. Abundância média de <i>H. hermes</i> em relação à temperatura ao longo do dia durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	43
Figura 1.13. Abundância média de <i>H. hermes</i> em relação à temperatura ao longo do dia durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.....	44
Figura 1.14. Proporção de tempo gasta em cada comportamento (excluindo pouso) por machos de <i>P. phronius</i> durante o dia na estação seca. Barras indicam o erro padrão.....	47
Figura 1.15. Proporção de tempo gasta em cada comportamento (excluindo pouso) por machos de <i>P. phronius</i> durante o dia na estação chuvosa. Barras indicam o erro padrão.....	48
Figura 1.16. Número de fêmeas eclodindo por hora no campo ou em laboratório.....	51
Figura 1.17. Proporção de fêmeas eclodindo em relação ao peso da pupa. Barras indicam o erro padrão. Os valores próximos aos símbolos mostram o número de amostras em cada classe de peso.....	52

Figura 2.1. Número médio de machos em cada parcela entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área 1. Barras representam o erro padrão.....	70
Figura 2.2. Número médio de machos em cada parcela entre outubro de 2003 e setembro de 2004 na área 2. Barras representam o erro padrão.....	71
Figura 2.3. Comparação entre um mês com alto número de territórios ocupados (A) e um mês com baixo número de territórios ocupados (B) na área 1. Barras representam erro padrão.....	73
Figura 2.4. Comparação entre um mês com alto número de territórios ocupados (A) e um mês com baixo número de territórios ocupados (B) na área 2. Barras representam erro padrão.....	74
Figura 2.5. Relação entre o número total de parcelas ocupadas pelos machos e sua variação de abundância mensal (machos por parcela) entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área 1.....	75
Figura 2.6. Relação entre o número total de parcelas ocupadas pelos machos e sua variação de abundância mensal (machos por parcela) entre novembro de 2003 e setembro de 2004 na área 2.....	76
Figura 2.7. Regressões lineares entre a abundância média mensal de machos nos pontos 27 a 29 (A) e 31 a 33 (B) na área 1 em relação a densidade mensal de indivíduos (machos por parcela).....	79
Figura 2.8. Regressões lineares entre a abundância média mensal de machos nos pontos 109 a 111 (A) e 143 a 145 (B) na área 2 em relação a densidade mensal de indivíduos (machos por parcela).....	80
Figura 3.1. Peso médio dos machos adultos de <i>P. phronius</i> entre julho de 2003 e julho de 2004. As barras representam o erro padrão e os valores acima delas mostram o número de machos pesados.....	106

Figura 3.2. Comprimento médio das asas dos machos de <i>P. phronius</i> entre julho de 2003 e julho de 2004. As barras representam o erro padrão e os valores acima delas mostram o número de machos medidos.....	107
Figura 3.3. Variação de peso em machos com diferentes desgastes alares em agosto e outubro de 2003 e de fevereiro a junho de 2004.....	108
Figura 3.4. Variação do comprimento da asa em machos com diferentes desgastes alares em agosto e outubro de 2003 e de fevereiro a junho de 2004.....	109
Figura 3.5. Variação do comprimento da asa em relação ao peso dos indivíduos medidos na área 1.....	111
Figura 3.6. Variação do comprimento da asa em relação ao peso dos indivíduos medidos na área 2.....	112
Figura 3.7. Proporção de machos residentes em relação ao peso nos experimentos de remoção. Os valores ao lado das barras representam o número de amostras.....	119
Figura 4.1. Esquema indicando algumas metas que podem auxiliar a esclarecer os mecanismos responsáveis pelos comportamentos de <i>P. phronius</i> . Um primeiro passo seria o estudo envolvendo outras populações para averiguar a generalidade dos padrões encontrados, com ênfase em possíveis diferenças nas táticas de acasalamento exibidas pelos machos (seta pontilhada). O período de maturação e a dinâmica comportamental das fêmeas, o papel de frutas em decomposição e observações comportamentais no interior da mata podem auxiliar no entendimento dos fatores que governam a distribuição dos machos e suas táticas de acasalamento. As formas das disputas, os custos e o papel do peso nelas podem esclarecer quais regras definem o macho vencedor. Indiretamente (seta pontilhada), estas regras podem refletir em diferenças nas táticas adotadas pelos machos.....	131

## Índice de Tabelas

Tabela 1.1. Resultado da análise de covariância entre a abundância de <i>P. phronius</i> e a temperatura em cada estação do ano na área 1.....	28
Tabela 1.2. Número de observações comportamentais realizadas em cada horário durante as estações seca e chuvosa.....	46
Tabela 2.1. Resultado da análise de covariância entre o número de parcelas ocupadas e a abundância de <i>P. phronius</i> em cada área de estudo.....	72
Tabela 2.2. Regressões lineares entre a abundância média de machos nos parcelas mais utilizadas em cada área e a média destes insetos por parcela em cada mês.....	78
Tabela 3.1. Número e porcentagem de machos de <i>P. phronius</i> reavistados em dias diferentes durante o período de julho de 2003 a outubro de 2004 .....	105
Tabela 3.2. Análise de covariância entre peso corporal e comprimento da asa a cada mês em machos de <i>P. phronius</i> .....	113
Tabela 3.3. Resultados das ANCOVAS entre o peso ou comprimento de asa em relação à abundância em cada área de estudo.....	117

# Resumo

A evolução dos sistemas de acasalamento é uma área do comportamento animal intensamente estudada. Existe uma série de hipóteses que buscam estabelecer uma relação causal entre os diferentes sistemas de acasalamento e fatores ambientais que favorecem a sua origem e manutenção. Por exemplo, em espécies que naturalmente ocorrem em baixas densidades, os machos podem agregar em sítios específicos onde as chances de encontrar fêmeas são maiores. Em algumas situações, os machos podem defender territórios contra rivais para aumentar ainda mais a probabilidade de acasalamento.

Algumas espécies de borboletas são fortemente territoriais e constituem bons modelos para o entendimento de como os fatores ambientais podem moldar os sistemas de acasalamento. Várias espécies temperadas da subfamília Satyrinae foram estudadas, entretanto, trabalhos utilizando espécies tropicais são raros. Neste estudo, descrevi e testei algumas hipóteses acerca da origem, manutenção e organização dos sistemas de acasalamento em duas espécies desta subfamília: *Paryphthimoides phronius* e *Hermeuptychia hermes*. Em especial, demonstrei pela primeira vez que massa corporal é um importante fator relacionado com o sucesso territorial em uma borboleta e que esta característica prediz o sucesso territorial com maior precisão que o comprimento da asa. Também encontrei evidências de que frutas em decomposição podem ser importantes para o estabelecimento dos machos nos territórios.

O trabalho foi organizado em três partes principais:

- 1) Identificação dos fatores climáticos que influenciam o padrão comportamental e a abundância durante o dia nas estações seca e chuvosa;
- 2) Descrição da organização do sistema de acasalamento e de sua variação anual com ênfase nas táticas dos machos de sua distribuição nos territórios;

- 3) Análise da natureza das interações entre machos, e de características fenotípicas que influenciem na probabilidade de vitória durante os confrontos.

A defesa de território foi observada apenas *P. phronius*. A taxa de reavistamento de machos marcados foi de 34,9%, havendo indivíduos que apresentaram alta fidelidade nas áreas defendidas (variação menor que 9 metros entre os reavistamentos).

Machos de *P. phronius* normalmente se estabelecem em manchas de sol no final da manhã, permanecendo nestas áreas até o entardecer. Esta espécie apresentou pico de abundância próximo ao meio dia, aumentando o número de indivíduos com a elevação da temperatura. Este resultado provavelmente está relacionado com a concentração de machos na borda da mata para defesa de territorial. O início da defesa coincidiu com o horário de nascimento das fêmeas, no entanto, fêmeas recém nascidas aparentemente não estão sexualmente receptivas. As áreas defendidas não estavam associadas com plantas hospedeiras, nem árvores em ambos os lados da estrada que possam favorecer a formação de manchas de sol.

*Hermeuptychia hermes* apresentou baixa taxa de recaptura e ausência de defesa territorial. O padrão diário desta espécie foi caracterizado por um pico de abundância no início do dia e outro menor ao entardecer. Houve uma relação negativa entre abundância e temperatura apenas na estação chuvosa. Talvez *H. hermes* diminua a atividade nos horários mais quentes ou se desloque para o interior da mata. A ausência desta relação na estação seca pode ter sido causada por uma perda mais acentuada de calor que tenha impedido alterações comportamentais quando as temperaturas estavam maiores.

Machos de *P. phronius* apresentam distribuição agregada ao longo dos trechos de estudo. Algumas parcelas foram recorrentemente ocupadas durante o ano, enquanto outras foram ocupadas somente nos períodos de alta densidade. Possivelmente os locais com freqüente ocupação de machos são mais valiosos para defesa. Por esta razão, estas áreas deveriam ser defendidas por machos com

maior capacidade competitiva. Entretanto, não existiram diferenças nas características fenotípicas dos indivíduos que ocuparam estes segmentos e machos presentes em outros pontos.

Observações preliminares sugerem que o estabelecimento de alguns machos está relacionado com a distribuição de frutas em decomposição. Para testar esta possibilidade frutas em decomposição foram colocadas em áreas em que estes insetos não ocorriam previamente. Este procedimento atraiu de 2 a 3 machos que se estabeleceram apenas nos sítios com manchas de sol.

Os experimentos de remoção mostraram que os machos residentes foram, em média, 1,7 mg mais pesados que machos que os substituíram nos territórios, sugerindo que o aumento da massa corporal contribui para o sucesso territorial. Machos com maior comprimento de asa foram mais pesados com 25% da variação do peso sendo explicada pelo comprimento alar. Entretanto, a posse do território não estava associada com o comprimento das asas ou com seu desgaste (idade). Isto sugere que massa corporal está mais fortemente associada a fatores biológicos que determinam o RHP e que, medidas de comprimento de asa podem ser ineficientes como uma estimativa de tamanho, mesmo que o tamanho seja importante para a determinação do vencedor.

Observações de disputas sugerem que machos mais pesados e com maior comprimento de asa não vencem mais disputas contra rivais mais leves e com menor comprimento alar. No entanto, o número de observações foi baixo.

Machos com maior desgaste das asas (presumivelmente mais velhos) não foram mais leves que machos jovens. Indivíduos recapturados e pesados mais de uma vez mostraram uma tendência de redução do peso quando as recapturas tiveram um intervalo maior que três dias.

As informações obtidas para *P. phronius* apresentaram algumas diferenças dos padrões observados em borboletas. A partir destes resultados sugiro algumas hipóteses e estudos posteriores para melhor esclarecer os mecanismos subjacentes aos comportamentos observados nesta espécie.



# Abstract

The evolution of mating systems is an intensively studied area of animal behavior. There is a series of hypothesis establishing relationships between different mating systems and environmental factors that may favor their origin and maintenance. For example, in species that naturally occur in low densities males may aggregate at specific sites where the chances of encountering females are greater. In some situations, males may defend territories against rivals to increase even more their probability of mating.

Some butterfly species are strongly territorial and constitute excellent systems for understanding how environmental factors mold mating systems. Studies using temperate species of the subfamily Satyrinae are abundant, however, the behavior of tropical species is poorly described. In this study, I have evaluated some hypothesis related to the origin, maintenance and organization of the mating systems of two Satyrinae; *Paryphthimoides phronius* and *Hermeuptychia hermes*. Especially, I show for the first time that body mass is an important correlate of territorial success in a butterfly and that it predict residence status much better than wing length. I also found evidence that decomposing fruit may be important in the shifts patterns of territory establishment.

The study was divided in three main parts:

- 1) Identification of climatic factors that may influence adult behavior patterns and abundance during the day on winter and summer;
- 2) Description of mating system organization and its annual variation with particular reference to mating tactics and male distribution on territories;
- 3) Analysis of male agonistic interactions, and phenotypic characteristics related to contest success.

Only *P. phronius* males exhibited territory defense. The male resighting rate was 34,9%, with some individuals showing high site fidelity in defended sites (variation smaller than 9 meters between resightings).

Males normally defended sunspots between late morning and late afternoon. The abundance of *Paryphthimoides phronius* increased with temperature during the day, and was highest near midday. This increase during the hot periods is probably related to the concentration of males at edges for territorial defense. The time that territorial defense began coincided with the peak female emergence rate. Unexpectedly, newborn females did not seem to be sexually receptive. The defended sites were not associated with host plants or trees that may favor sunspots formation.

*Hermeuptychia hermes* presented a low resighting rate and did not defend territories. The daily activity pattern of this species was characterized by an abundance peak in early morning and a smaller one in early afternoon. There was a negative relationship between abundance and temperature only in the raining season. Maybe *H. hermes* reduce activity in the hottest hours of the day or fly into the forest. The absence of this relationship during the dry season may have occurred due to a greater heat loss that prevented behavioral alterations when temperatures were higher.

*Paryphthimoides phronius* showed an aggregated distribution and always defended territories near sunspots. Some plots were recurrently occupied during the year, while others were used only in periods of high density. The more frequently occupied sites may have been of higher quality, so I expected males with high competitive capacity at these points. However, no phenotypic differences existed between males defending more or less preferred sites.

Preliminary observations suggest that males prefer territory sites near decomposing fruit. To test this possibility, fermented fruits were placed in areas previously unoccupied by *P. phronius*. This procedure attracted 2 or 3 males that set up territories at sunspots.

Removal experiments showed that resident males were approximately 1,7 mg heavier than individuals that occupied the territory subsequently, suggesting that increased body mass

contributed to territorial success. Heavier males also had longer wings with 25% of the variation in wing length explained by weight. However, ownership was not significantly related to wing length or wing wear (age) in this butterfly. This suggests that body mass is more closely related to the biological determinants of RHP and, even when size is important, wing length measures may be inefficient as a size estimative. Weight and forewing length did not predict the result of observed contests between males, although the sample size was small.

More damaged males (presumably older) were not lighter in weight than younger ones. Nevertheless, mistakes during wing damage estimation may have occurred. Individuals recaptured and weighted more than once tended to lose weight for recaptures intervals longer than three days.

The behaviors observed in *P. phronius* showed some differences in relation to the patterns observed in other butterflies. I suggest some hypothesis and posterior studies that may clarify the underlying mechanisms of the behaviors observed in this species.

# Introdução geral

O conhecimento de padrões comportamentais é importante para o esclarecimento dos mecanismos que determinam as distribuições e a utilização de recursos por populações animais. Recentemente o comportamento animal vem assumindo importância em ramos mais aplicados da biologia, como a biologia da conservação e entomologia agrícola, nas quais conhecimentos comportamentais contribuem para a eficiência de manejo e conservação (Reed & Dobson 1993; Avery & Decker 1994; Sutherland 1998; Bergman 1999). Estudos sobre comportamentos reprodutivos são de especial importância devido a sua influência sobre a ocupação de habitats (Ex: Svesson & Petersson 1992; Wickman et al. 1995). Entretanto, o número de organismos tropicais que possuem estudos comportamentais detalhados ou mesmo descrições mais básicas de seu comportamento ainda é muito baixo.

No texto a seguir apresento uma breve síntese dos conhecimentos atuais acerca da evolução dos sistemas de acasalamento e da natureza das disputas entre machos de espécies territoriais. Em especial, discuto as hipóteses mais relevantes para borboletas cujo conhecimento das espécies tropicais ainda é muito pequeno.

## **Evolução de sistemas de acasalamento com defesa territorial**

Emlen e Oring (1977) foram os primeiros autores a montar uma estrutura geral destacando a relação entre os sistemas de acasalamento e fatores ambientais e biológicos. Desde então, este assunto tem sido recorrentemente estudado (Alcock et al. 1978; Parker 1978; Rutowski 1984; Alcock & O'Neill 1986; Alcock 1993; Höglund & Alatalo 1995; Arndvist & Nilsson 2000). No esquema de análise de Emlen e Oring, os sistemas de acasalamento seriam regulados principalmente por três fatores: 1) a razão sexual operacional entre machos e fêmeas (frequência relativa de machos e fêmeas sexualmente receptivas); 2) a disponibilidade e distribuição de recursos essenciais para o sexo limitante (normalmente recursos adequados para oviposição ou alimentação das fêmeas); e 3) a capacidade que o sexo em excesso tem de manipular os recursos essenciais para sexo oposto.

Em grande parte das espécies, a razão sexual operacional é fortemente voltada para os machos (Alcock et al. 1978; Rutowski 1984; Rutowski 1991; Höglund & Alatalo 1995). Nestas situações eles podem aumentar seu número de cópulas ao se estabelecer em locais com recursos atraentes para as fêmeas, ou se possível, defendendo áreas de uso freqüente delas e assim ter acesso exclusivo sobre estas parceiras sexuais. Entretanto, a defesa destes pontos somente é viável se eles estiverem agrupados espacialmente. Do contrário, as fêmeas se tornam dispersas e a defesa de determinados sítios não resultaria num aumento significativo do número de cópulas.

Quando os machos defendem recursos que são utilizados pelas fêmeas, o sistema de acasalamento é chamado poliginia com defesa de recursos. Exemplos deste sistema de acasalamento são comuns. No besouro *Onthophagus acuminatus*, os machos defendem a entrada de túneis utilizados pelas fêmeas (Emlen 1997). Em libélulas do gênero *Calopteryx*, machos mantêm posse de locais com agregação de plantas que são utilizadas como sítios de oviposição (Alcock 1987; Meek & Herman 1990; Gibbons & Pain 1992). Machos do cervídeo *Cervus elaphus* defendem áreas com maior disponibilidade de gramíneas que são especialmente atrativas para as fêmeas (Carranza 1995).

Já na poliginia com defesa de fêmeas, os machos garantem acesso exclusivo as parceiras sexuais defendendo agregações de fêmeas (ou haréns) contra a entrada de outros machos (Bro-Jørgensen & Durant 2003). Finalmente, em outras espécies os machos se concentram em pontos definidos onde não existem recursos específicos ou de parceiras sexuais, mas, em algumas circunstâncias, podendo defender pequenas áreas dentro destas agregações (Alcock 1981; Knapton 1985; Svedson & Petersson 1992). Nestas situações, as fêmeas são atraídas para estes locais apenas para acasalamento e o sistema é definido como lek (Höglund & Alatalo 1995).

A convenção dos locais de encontro e o surgimento da territorialidade nos sistemas baseados na defesa de recursos ou de agregações de fêmeas aparentemente é explicada pela relação direta entre o estabelecimento dos machos nestas áreas e o aumento do seu sucesso reprodutivo (Emlen & Oring 1977; Parker 1978; Rutowski 1984; Conrad & Pritchard 1992). Os leks, por sua vez, não apresentam recursos evidentes, no entanto, existem diversas sugestões de benefícios diretos ou indiretos que favoreceriam este sistema. Alguns dos principais benefícios seriam o aumento do número de encontro com as fêmeas, a redução do tempo de procura por parceiros sexuais e a maior facilidade de comparação e de escolha dos machos pelas fêmeas. Estas vantagens normalmente são mencionadas sob o foco de apenas um dos sexos (Bradbury et al. 1986; Beehler & Foster 1988; Reynolds & Gross 1990; Kirkpatrick & Ryan 1991; Wickman & Rutowski 1999), contudo Ide e Kondoh (2000) argumentam que o sistema de encontro deve ser resultado do conflito de interesse entre eles. Estes autores sugerem três condições que favoreceriam a evolução e manutenção das agregações de machos: 1) quando a sobrevivência de machos que procuram ativamente pelas fêmeas for menor que a de machos em agregações; 2) quando a sobrevivência das fêmeas que visitam as agregações for maior que a de fêmeas que esperam ser encontradas pelos machos e 3) quando a eficiência de procura e encontro é maior nas agregações do que nos locais de emergência.

Se ocorrerem diferenças nas condições ambientais entre populações, o sistema de acasalamento pode apresentar modificações em função destas desigualdades (Emlen & Oring 1977; Höglund & Alatalo 1995). Adicionalmente, variações sazonais ou mesmo diárias podem refletir em alterações comportamentais dos indivíduos. Na borboleta *Chlosyne californica* os machos tendem a defender territórios de acasalamento em topos de morro durante a manhã e alternam para vôos de patrulha em locais mais baixos em períodos posteriores (Alcock 1994). Já em *Pararge aegeria*, os machos tendem a abandonar a defesa de manchas de sol com a aproximação do verão quando as maiores temperaturas permitem a realização da busca ativa por fêmeas sem perda excessiva de calor durante o vôo (Wickman & Wiklund 1983).

Em borboletas a maior parte das fêmeas se encontra acasalada e não receptiva, resultando em uma razão sexual normalmente voltada para machos (Rutowski 1984; 1991). Assim, espera-se que o comportamento dos machos ocorra em resposta ao das fêmeas, que por sua vez podem estar se distribuindo de acordo com os recursos. Rutowski et al (1994) sugerem que quando as pupas se encontram agregadas, os machos devem defender os locais de emergência como uma forma de acasalar com as fêmeas recém nascidas ou ainda com as fêmeas que cheguem para ovipor. Contudo, este tipo de associação entre machos e plantas hospedeiras somente poderá evoluir se as fêmeas já emergem sexualmente receptivas ou se fêmeas adultas que chegam para ovipor ainda aceitem novos acasalamentos.

Por outro lado, os sistemas mais comuns em borboletas ocorrem quando os machos se estabelecem em pontos específicos a espera de fêmeas sem a presença de recursos ou de larvas, como topos de morro (Alcock & Gwynne 1988), manchas de sol (Wickman & Wiklund 1983) ou bordas de mata (Rosemberg & Enquish 1991; Kemp 2000; Ide 2004).

## **Interações agonísticas entre os machos**

A defesa de territórios de acasalamento como uma forma de aumentar o número de cópulas é uma adaptação comum em insetos (Johnson 1962; Baker 1983; Alcock & O'Neill 1986; Alcock & Gwynne 1988; Gibbons & Pain 1992; Switzer 1997; Emlen 1997; Fischer & Fiedler 2001). Em espécies territoriais, os machos normalmente se envolvem em disputas pela posse destes sítios que duram poucos segundos, mas podendo se estender por horas, até situações hierarquizadas, com machos dominantes aceitando a presença de subordinados (Watanabe 1990; Higashi & Nomakuchi 1997; Watanabe & Taguchi 1997).

As principais bases teóricas sobre a natureza das disputas territoriais e sobre a forma como os vencedores são definidos residem em dois parâmetros principais (Maynard Smith & Parker 1976; Bishop & Cannings 1978; Parker & Rubenstein 1981; Hammerstein & Parker 1982; Enquist & Leimar 1987; Mesterton-Gibbons 1994; Dugatkin 1997): 1) a capacidade que cada indivíduo tem de infligir custos no oponente e/ou reduzir seu próprio aumento de custos durante uma disputa, conhecida como RHP (Resource Holding Potential - Potencial de Manter o Recurso; Parker 1974a); e 2) o valor que aquele recurso possui para cada indivíduo; RV (Resource Value – Valor do Recurso) (Forsyth & Montgomerie 1987; Hack 1997; Stutt & Willmer 1998; Hernández & Benson 1998; Fitzstephens & Getty 2000). Em geral, espera-se que indivíduos com maior RHP vençam a maioria das interações, enquanto o RV pode afetar a motivação para uma disputa. Em alguns modelos, estes dois parâmetros se relacionam de tal forma que o indivíduo com menor  $RV/K$  (onde  $K$  mede a taxa de acúmulo de custos) demora mais para atingir seu limite máximo de energia ou de injúrias e, portanto, tende a vencer as interações.

Modelos de disputas territoriais normalmente procuram estabelecer regras gerais que determinam as formas pelas quais os indivíduos interagem durante uma briga e definem qual deles



será o vencedor. As regras mais comumente adotadas nestes modelos são de três tipos: guerra de atritos, avaliação sequencial de informação e acúmulo gradual de informação.

A guerra de atritos presume que não existe aprendizagem durante uma interação e que cada oponente seleciona previamente uma quantidade de energia ou tempo máximo que irá permanecer em uma disputa. O vencedor será o indivíduo disposto a permanecer na interação por mais tempo (Maynard Smith & Parker 1976). Os modelos iniciais presumiam que o acúmulo de danos e custos e o RV eram fixos para cada indivíduo. Porém, Bishop e Cannings (1978) introduziram posteriormente a guerra generalizada de atritos, na qual tanto o custo quanto a recompensa variam em função da duração da disputa.

A avaliação sequencial de informação (Leimar & Enquist 1984; Enquist & Leimar 1987; Enquist et al. 1990) presume que os indivíduos tomam suas decisões de permanecer em um combate baseados na média de informação adquirida durante a disputa. Presumivelmente esta aquisição ocorre com erros e, portanto, a seleção favoreceria a repetição de displays ou passos como uma forma de aumentar a precisão das estimativas obtidas (Payne & Pagel 1997). Uma das principais previsões deste modelo é a de que a duração das disputas deve ser inversamente proporcional a diferença de RHP entre os rivais.

Por outro lado, existem situações nas quais os custos podem estar relacionados com danos sofridos durante as brigas. Nestas situações os rivais podem tomar suas decisões de permanência na disputa a partir do acúmulo de informações obtidas com as ações do adversário. Interações com aquisição gradual de informação presumem que informações mais precisas têm um custo mais alto e que o custo delas aumenta com o decorrer da disputa (Payne 1998).

Contudo, estas três regras gerais constituem apenas pontos de partida para uma grande quantidade de modelos que analisam diferentes situações de forma mais detalhada (Maynard Smith 1974; Parker 1974b; Maynard Smith & Parker 1976; Bishop & Cannings 1978; Bishop et al. 1978;

Parker & Rubenstein 1981; Hammerstein & Parker 1982; Leimar & Enquist 1984; Enquist & Leimar 1987; Mesterton-Gibbons et al. 1996; Dugatkin 1997; Kura & Kura 1998; Mesterton-Gibbons 1999; Haccou & Glaizot 2002). Em especial, a criação destes modelos permite decompor os fatores e as regras envolvidas nas disputas. Entretanto, para que eles possam ser testados, é necessária a aquisição de informação biológica, principalmente, de características fenotípicas que possam estar associadas a cada parâmetro como o RHP e RV.

Muitos estudos sugerem que o maior tamanho corporal aumenta as chances de vitória do indivíduo, sendo portanto, um bom indicativo da sua capacidade competitiva (Howard 1978; Wickman 1985a; Rosemberg & Enquish 1991; Hack 1997; Forslund 2000). No entanto, fatores adicionais também podem influenciar no resultado das disputas. Em algumas espécies de libélulas tem se demonstrado que machos mais velhos não conseguem manter territórios (Forsyth & Montgomerie 1987; Plaistow 1997). Em outras, a quantidade de gordura (Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994) ou de parasitas (Marden & Cobb 2004) altera a capacidade competitiva dos machos. Já no peixe *Xiphophorus helleri*, além do tamanho, a experiência prévia e idade também influenciam no resultados dos combates (Beaugrand et al. 1996).

Além da identificação das características fenotípicas associadas aos parâmetros de cada modelo, é necessário analisar a forma pela qual os custos são adquiridos durante um combate. Estes dois fatores permitem avaliar diferentes modelos que possam explicar a natureza das interações de determinada espécie. Por exemplo, é possível que indivíduos maiores vençam as disputas porque conseguem causar mais danos nos rivais. Alternativamente, eles podem permanecer em uma interação por mais tempo porque apresentam maior quantidade de gordura que é refletida no aumento do tamanho. Entretanto, se durante uma disputa os custos são adquiridos na forma de injúrias (como danos alares em borboletas) o tamanho provavelmente terá influência direta por possibilitar a infração de danos mais severos no oponente. Porém, se os danos são desprezíveis, à

capacidade de persistência em uma briga pode definir o macho vencedor e indivíduos com maior quantidade de energia estocada terão maior RHP.

Kemp e Wicklund (2001) sugerem que o contato físico não é importante nas interações territoriais em borboletas. Por esta razão, os custos das interações deveriam estar relacionados com a perda de tempo para acasalamento ou gastos energéticos. Entretanto, danos físicos intensos já foram relatados para borboletas (Eff 1962). Adicionalmente, é possível que, em estudos envolvendo espécies pequenas, haja uma redução da capacidade de perceber danos durante as brigas devido à dificuldade para observar ou ouvir o som de colisões entre os indivíduos.

Apesar da dificuldade em estabelecer quais características dos machos podem estar relacionadas com a capacidade de vitória (devido a grande variação nos resultados dos trabalhos analisados e pela dificuldade em estabelecer uma relação causal entre as características e a forma pela qual elas atuam durante uma disputa), Kemp e Wicklund argumentam que em borboletas a tendência mais comum é de machos com maior RHP vencerem interações pela posse de sítios de acasalamento. No entanto, as características que podem estar associadas ao RHP e as formas de disputa neste grupo de insetos são bem variáveis (Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985; Alcock 1994; Hernández & Benson 1998). Por exemplo, em *Pararge aegeria*, a temperatura parece estar relacionada com a probabilidade de vitória dos machos (Stutt & Willmer 1998). Em *Limenitis weidemeyerii* (Rosemberg & Enquish 1991) e *Coenonympha pamphilus* (Wickman 1985a) machos com maior comprimento de asa vencem as disputas. Já indivíduos jovens de *Melanitis leda* aparentemente possuem vantagem durante as brigas territoriais (Kemp 2003).

### **Organismo de estudo**

Na região de Campinas a borboleta *Paryphthimoides phronius* (Figura 1) é comum em vegetação secundária utilizando gramíneas como plantas hospedeiras, onde fêmeas foram observadas ovipondo. Esta espécie é pequena, de cor marrom, não apresenta dimorfismo sexual

aparente. Ambos os sexos tipicamente voam próximos do chão, onde também se alimentam de frutas em decomposição e das inflorescências de gramíneas. Machos desta espécie aparentemente defendem territórios durante parte do dia na borda de matas.

Estudos sobre a ecologia comportamental de satiríneos neotropicais são escassos, entretanto, espécies temperadas são relativamente bem conhecidas (Brussard & Ehrlich 1970a; Brussard & Ehrlich 1970b; Brakefield 1982a; Brakefield 1982b; Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985; Nylin et al. 1993; Goulson 1993; Dreisig 1995; Dennis et al. 1998; Bergman 1999; Gothard et al. 1999). O esclarecimento de padrões comportamentais das espécies tropicais é de especial interesse, pois permite a comparação e teste das hipóteses acerca da evolução e manutenção dos sistemas de acasalamento em espécies filogeneticamente próximas, mas que provavelmente sofreram pressões seletivas distintas ao longo da sua evolução. Adicionalmente, descrições e estudos comportamentais básicos são essenciais para que hipóteses mais avançadas sobre a natureza e evolução das disputas possam ser testadas.

Nesta dissertação, iniciei uma série de estudos em *P. phronius* procurando estabelecer uma relação entre seus padrões comportamentais e os mecanismos que possam governá-los. Algumas espécies de borboletas da região temperada possuem descrições comportamentais com grande detalhamento. Isto possibilita a sua utilização como modelos para estudos mais aprofundados, que permitem uma série de avanços em ecologia comportamental (Wickman & Wiklund 1983; Shreeve 1984; Wickman 1985a; Wickman 1985b; Wickman 1986; Wickman 1992; Wickman et al. 1995; Stutt & Willmer 1998; Gothard et al. 1999; Dennis & Eales 1999). A partir deste estudo, pretendo criar uma estrutura básica que possibilite a realização de estudos mais detalhados e a aquisição de informações mais precisas em uma espécie tropical cuja carência de dados ainda é muito alta.



Figura 1. Macho de *Paryphtimoides phronius* (Foto: Cláudio Patto).

## Literatura Citada

- Alcock,J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**, 309-317.
- Alcock,J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 2475-2482.
- Alcock,J. 1993. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 5 edn. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Alcock,J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology* **97**, 103-118.
- Alcock,J., Barrows,E.M., Gordh,G., Hubbard,L.J., Kirkendall,L., Pyle,D.W., Ponder,T.L. & Zalom,F.G. 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. *Zoological Journal of the Linnean Society* **64**, 293-326.
- Alcock,J. & Gwynne,D. 1988. The mating system of *Vanessa kershawi*: males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera* **26**, 116-124.
- Alcock,J. & O'Neill,K.M. 1986. Density-dependent mating tactics in the gary hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Zool. , Lond (A)* **209**, 105-113.
- Arndvist,G. & Nilsson,T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* **60**, 145-164.
- Avery,M.L. & Decker,D.G. 1994. Responses of captive fish crows to eggs treated with chemical repellents. *Journal of Wildlife Management* **58**, 261-266.

- Baker,R.R. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology* **28**, 65-89.
- Beaugrand,J.P., Payette,D. & Goulet,C. 1996. Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*): interaction of body size, prior experience, and prior residency. *Behaviour* **133**, 303-319.
- Beehler,B.M. & Foster,M.S. 1988. Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist* **131**, 203-219.
- Bergman,K. 1999. Habitat utilization by *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) larvae and ovipositing females: implications for conservation. *Biological Conservation* **88**, 69-74.
- Bishop,D.T. & Cannings,C. 1978. A generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* **70**, 85-124.
- Bishop,D.T., Cannings,C. & Maynard Smith,J. 1978. The war of attrition with random rewards. *Journal of Theoretical Biology* **74**, 377-388.
- Bradbury,J., Gibson,R. & Tsai,I.M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour* **34**, 1694-1709.
- Brakefield,P.M. 1982a. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult behaviour, microdistribution and dispersal. *Journal of Animal Ecology* **51**, 713-726.
- Brakefield,P.M. 1982b. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. II. Population dynamics: the present position. *Journal of Animal Ecology* **51**, 727-738.
- Bro-Jørgensen,J. & Durant,S.M. 2003. Mating strategies of topi bulls: getting in the centre of attention. *Animal Behaviour* **65**, 585-594.

- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970a. Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 880-885.
- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970b. The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 119-129.
- Carranza,J. 1995. Female attraction by males versus sites in territorial rutting deer. *Animal Behaviour* **50**, 445-453.
- Conrad,K.F. & Pritchard,G. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* **45**, 255-269.
- Dennis,R.L.H. & Eales,H.T. 1999. Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data. *Biological Conservation* **87**, 295-301.
- Dennis,R.L.H., Shreeve,T.G. & Sparks,T.H. 1998. The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands. *Biodiversity and Conservation* **7**, 765-776.
- Dreisig,H. 1995. Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). *Oecologia* **101**, 169-176.
- Dugatkin,L.A. 1997. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioural Ecology* **8**, 583-587.



- Eff,D. 1962. A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists' Society* **16**, 137-142.
- Emlen,D.J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 335-341.
- Emlen,S.T. & Oring,L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- Enquist,M. & Leimar,O. 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* **127**, 187-205.
- Enquist,M., Leimar,O., Ljungberg,T., Mallner,Y. & Segerdahl,N. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* **40**, 1-14.
- Fischer,K. & Fiedler,K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour* **61**, 723-732.
- Fitzstephens,D.M. & Getty,T. 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Animal Behaviour* **60**, 851-855.
- Forslund,P. 2000. Male–male competition and large size mating advantage in European earwigs, *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour* **59**, 753-762.
- Forsyth,A. & Montgomerie,R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 73-81.

- Gibbons,D.W. & Pain,D. 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *Journal of Animal Ecology* **61**, 283-289.
- Gothard,K., Nylin,S. & Wiklund,C. 1999. Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 424-429.
- Goulson,D. 1993. The evolutionary significance of bimodal emergence in the butterfly, *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **49**, 127-139.
- Haccou,P. & Glaizot,O. 2002. The ESS in an asymmetric generalized war of attrition with mistakes in role perception. *Journal of Theoretical Biology* **214**, 329-349.
- Hack,M.A. 1997. Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus*. *Animal Behaviour* **53**, 733-747.
- Hammerstein,P. & Parker,G.A. 1982. The asymmetric war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* **96**, 647-682.
- Hernández,M.I.M. & Benson,W.W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour* **56**, 533-540.
- Higashi,K. & Nomakuchi,S. 1997. Alternative mating tactics and aggressive male interactions in *Mnais nawai* Yamamoto (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**, 159-169.
- Höglund,J. & Alatalo,R.V. 1995. *Leks*. Princeton: Princeton University Press.
- Howard,R.D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbiana*. *Evolution* **32**, 850-871.

- Ide,J. 2004. Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research* **19**, 189-196.
- Ide,J. & Kondoh,M. 2000. Male-female evolutionary game on mate-locating behaviour and evolution of mating systems in insects. *Ecology Letters* **3**, 433-440.
- Johnson,C. 1962. A description of territorial behavior and a quantitative study of its function in males of *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Agriidae). *The Canadian Entomologist* **94**, 178-190.
- Kemp,D.J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology* **11**, 591-596.
- Kemp,D.J. 2003. Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 7-13.
- Kemp,D.J. & Wiklund,C. 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 429-442.
- Kirkpatrick,M. & Ryan,M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**, 33-38.
- Knapton,R.W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 389-395.
- Kura,T. & Kura,K. 1998. War of attrition with individual differences on RHP. *Journal of Theoretical Biology* **193**, 335-344.
- Leimar,O. & Enquist,M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **111**, 475-491.

- Marden,J.H. & Cobb,J.R. 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour* **68**, 857-865.
- Marden,J.H. & Rollins,R.A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* **48**, 1023-1030.
- Marden,J.H. & Waage,J.K. 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* **39**, 954-959.
- Maynard Smith,J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 209-221.
- Maynard Smith,J. & Parker,G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**, 159-175.
- Meek,S.B. & Herman,T.B. 1990. A comparison of the reproductive behaviours of three *Calopteryx* species (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology* **68**, 10-16.
- Mesterton-Gibbons,M. 1994. The hawk-dove game revisited: effects of continuous variation on resource-holding potential on the frequency of escalation. *Evolutionary Ecology* **8**, 230-247.
- Mesterton-Gibbons,M. 1999. On the evolution of pure winner and loser effects: a game-theoretic model. *Bulletin of Mathematical Biology* **61**, 1151-1186.
- Mesterton-Gibbons,M., Marden,J.H. & Dugatkin,L.A. 1996. On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology* **181**, 65-83.
- Nylin,S., Wiklund,C. & Wickman,P.O. 1993. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. *Ecology* **74**, 1414-1427.

- Parker,G.A. 1974a. Assesment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 223-243.
- Parker,G.A. 1974b. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 223-243.
- Parker,G.A. 1978. Evolution of competitive mating searching. *Annual Review of Entomology* **23**, 173-196.
- Parker,G.A. & Rubenstein,D.I. 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour* **29**, 221-240.
- Payne,R.J.H. 1998. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour* **56**, 651-662.
- Payne,R.J.H. & Pagel,M. 1997. Why do animals repeat displays? *Animal Behaviour* **54**, 109-119.
- Plaistow,S.J. 1997. Variation in non-territorial behaviour in male *Calopteryx seplendens xanthostoma* (Charpentier) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**, 171-181.
- Reed,J.M. & Dobson,A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 253-256.
- Reynolds,J.D. & Gross,M.R. 1990. Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *American Naturalist* **136**, 230-243.
- Rosemberg,R.H. & Enquish,M. 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residence. *Animal Behaviour* **42**, 805-811.

- Rutowski,R.L. 1984. Sexual selection and the evolution of butterfly mating behavior. *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**, 125-142.
- Rutowski,R.L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**, 1121-1139.
- Rutowski,R.L., Demlong,M.J. & Leffingwell,T. 1994. Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa*, Nymphalidae). *Animal Behaviour* **48**, 833-841.
- Shreeve,T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* **42**, 371-377.
- Stutt,A.D. & Willmer,P. 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* **55**, 1341-1347.
- Sutherland,W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* **56**, 801-809.
- Svesson,Bo.G. & Petersson,E. 1992. Why insects swarm: testing the models for lek mating systems on swarming *Empis borealis* females. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**, 253-261.
- Switzer,P.V. 1997. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour* **53**, 865-877.
- Watanabe,M. 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Journal of Ethology* **8**, 129-137.

- Watanabe,M. & Taguchi,M. 1997. Competition for perching sites in the hyaline-winged males of the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys that use sneaky mate-securing tactics (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**, 183-191.
- Wickman,P.O. 1985a. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* **33**, 1162-1168.
- Wickman,P.O. 1985b. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**, 233-238.
- Wickman,P.O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L) (Lepidoptera: Satyridae) and their behavior in relation to male territories before and after copulation. *Animal Behaviour* **34**, 153-157.
- Wickman,P.O. 1992. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour* **44**.
- Wickman,P.O., Garcia Baroos,E. & Rappegeorge,C. 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* - evidence against the hot-spot model. *Behavioral Ecology* **6**, 39-45.
- Wickman,P.O. & Rutowski,R.L. 1999. The evolution of mating dispersion in insects. *Oikos* **84**, 463-472.
- Wickman,P.O. & Wiklund,C. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* **31**, 1206-1216.

## Capítulo 1

### **Variação comportamental durante o dia e sua relação com a temperatura em duas espécies de satiríneos netropicais**

O sucesso reprodutivo dos machos muitas vezes está relacionado com o aumento do número de fêmeas fertilizadas. Para as fêmeas o aumento da aptidão depende da rápida aquisição de esperma, do número de ovos produzidos e, em algumas espécies de insetos, do número de cópulas (Arndvist & Nilsson 2000). Esta vantagem dos machos em aumentar o número de cópulas, associada com a baixa disponibilidade de fêmeas receptivas, normalmente gera uma acentuada competição sexual entre machos pela posse de parceiras sexuais.

Em insetos, existe uma grande diversidade nas táticas empregadas pelos machos para aumentar o número de cópulas. Machos de algumas espécies procuram ativamente por fêmeas receptivas (Brussard & Ehrlich 1970a; Wickman 1992). Em outras, eles defendem determinadas áreas que detêm recursos necessários para as parceiras sexuais (Switzer 1997; Emlen 1997; Fischer & Fiedler 2001), ou se agregam em sítios específicos onde não existem recursos que sejam utilizados por elas. Nestas agregações, conhecidas como leks, os machos podem defender pequenos territórios (Alcock 1981; Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985).

Variações nas táticas de acasalamento são freqüentemente observadas entre indivíduos da mesma espécie. Por exemplo, na borboleta *Chlosyne californica*, machos defendem territórios de acasalamento em topos de morro, enquanto outros procuram ativamente por parceiras sexuais em habitats vizinhos (Alcock 1994). Alguns machos da libélula *Calopteryx maculata* defendem sítios de



oviposição e, em contraste, machos presumivelmente mais fracos se estabelecem próximos destas áreas a espera de fêmeas vagantes (Forsyth & Montgomerie 1987).

Os comportamentos reprodutivos exibidos pelos machos muitas vezes são alterados de acordo com o período do dia. Na borboleta *Lethe diana*, os machos procuram ativamente pelas fêmeas durante a manhã quando existe um pico de emergência e defendem territórios de acasalamento a tarde, quando a disponibilidade de fêmeas virgens é menor (Ide 2004). Em *Hypolimnas bolina* os machos aparentemente são pouco influenciados pela temperatura, sendo observados nos territórios das 0800 as 1700 h. Enquanto que machos da borboleta *Melanitis leda* defendem territórios por um curto período de aproximadamente 30 minutos durante o crepúsculo (Kemp 2003).

Alguns autores sugerem que o comportamento dos machos está associado com variações na disponibilidade de fêmeas (Kemp & Rutowski 2001; Ide 2004). Enquanto outros indicam que as mudanças comportamentais dos machos durante o dia ocorrem em função de restrições climáticas como temperatura e luminosidade (Wickman 1985b; Stutt & Willmer 1998; Kemp 2003).

A hipótese relacionada com a disponibilidade de fêmeas é de que quando elas eclodem ao mesmo tempo, os machos podem procurá-las ativamente devido à alta probabilidade de encontro. Machos que empreguem uma tática de espera por fêmeas vagantes teriam uma chance reduzida de encontrar parceiras ainda não fertilizadas (Kemp 2003; Ide 2004). Contudo, a eclosão das fêmeas pode ser imprevisível temporal e espacialmente com as fêmeas dispersando a procura de machos para fertilização. Nesta situação, os machos podem empregar outras táticas para aumentar o número de cópulas, como agregações em pontos específicos, defesa de territórios ou defesa direta das fêmeas (Emlen & Oring 1977; Rutowski 1984; Rutowski 1991; Conrad & Pritchard 1992).

Por outro lado, insetos ectotérmicos estão especialmente sujeitos a variações de temperatura que podem comprometer as atividades reprodutivas (May 1976; May 1979). Portanto, é possível que machos de espécies territoriais exibam comportamentos que reduzam os problemas relacionados

com a perda ou o ganho excessivo de calor e simultaneamente, aumentem a probabilidade de adquirir fêmeas. Por exemplo, machos da borboleta *Asterocampa leilia* pousam preferencialmente em locais mais altos na medida em que ocorre um aumento da temperatura, alterando a postura corporal de forma a evitar o aquecimento excessivo ao mesmo tempo em que mantêm a posição da cabeça paralela ao plano horizontal. Nesta posição os machos presumivelmente continuam focando os campos visuais de maior acuidade nas áreas de passagem preferencial de fêmeas (Rutowski et al. 1994; Rutowski 2000).

Em especial, insetos de pequeno porte apresentam maior razão superfície/volume que propicia maior velocidade de troca de calor com o ambiente (May 1979). Portanto, espero que as alterações comportamentais sejam mais fortemente influenciadas pela temperatura nestas espécies, principalmente naquelas que vivem em ambientes com temperaturas mais extremas. Em espécies de borboletas da subfamília satirinae que habitam regiões desérticas ou de clima temperado, a temperatura parece exercer maior influência sobre o comportamento de machos (Wickman 1985b; Rutowski et al. 1994; Dreisig 1995; Rutowski 2000). Já espécies que vivem em ambientes com temperaturas mais estáveis, o padrão comportamental durante o dia parece estar mais relacionado com variações da disponibilidade de fêmeas (Kemp & Rutowski 2001; Kemp 2003). Entretanto, a grande maioria dos estudos comportamentais foi feito em espécies temperadas (Brussard & Ehrlich 1970a; Brussard & Ehrlich 1970b; Brakefield 1982a; Brakefield 1982b; Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985; Wickman 1985a; Wickman 1985b; Wickman 1986; Wickman 1992; Nylin et al. 1993; Goulson 1993; Dreisig 1995; Wickman et al. 1995; Van Dyck 1997; Stutt & Willmer 1998; Dennis et al. 1998; Bergman 1999; Gothard et al. 1999; Ide 2004), o que pode ter enviesado a compreensão do fenômeno.

*Paryphthimoides phronius* e *Hermeuptychia. hermes* são duas espécies de borboletas neotropicais da subfamília Satirinae sobre as quais não existem descrições comportamentais detalhadas. Elas são comumente encontradas em locais com abundância de gramíneas e nas margens

de bosques. Estas espécies são pequenas, de cor marrom, não apresentam dimorfismo sexual aparente e geralmente voam próximas do chão, sendo vistas freqüentemente se alimentando de frutas em decomposição e das inflorescências de gramíneas. Devido a sua semelhança morfológica, elas devem sofrer as mesmas restrições de temperatura. No entanto, como elas habitam regiões de clima tropical, seu padrão comportamental pode ser fracamente afetado por variações térmicas, restando ainda a possibilidade de que os machos alterem seus comportamentos de acordo variações na disponibilidade de fêmeas.

Neste trabalho descrevo o padrão de abundância diário de *Paryphthimoides phronius* (Butler 1867) e *Hermeuptychia. hermes* em relação à variação de temperatura e umidade. Adicionalmente, descrevo a variação comportamental de machos de *P. phronius* ao longo do dia, buscando contrastar este padrão com variações térmicas e com o padrão de emergência de fêmeas virgens.

## Metodologia

### Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (22° 49' 45" S e 47° 06' 33" W, 600 m de altitude). Esta reserva é um fragmento de floresta com cerca de 250 ha. O clima da região é sazonal, com uma estação seca de maio a agosto, e uma estação úmida de novembro a fevereiro. A pluviosidade média anual é de cerca de 1500 mm e a temperatura média anual cerca de 20°C (Galetti 1993). A fragmentação da floresta ocorreu nos anos 50 e a área está atualmente cercada por plantações de milho e soja, e mais recentemente por habitações humanas (Galetti 1993).

O local de estudo se encontra na borda da mata ao longo da estrada de terra que delimita a reserva. Nesta região foram escolhidas duas áreas de acordo com diferenças na vegetação e no grau de intervenção humana. As duas áreas foram divididas em parcelas consecutivas lineares de três metros de comprimento cada. A área 1 com cerca de 150 metros (parcelas 1 a 50) situa-se próxima a

residências vizinhas a reserva com a outra margem da estrada adjacente a borda da mata. Aqui o lado externo sofre intensa intervenção humana como tráfego de carros, pessoas e animais domésticos. Esta borda apresenta gramíneas que são freqüentemente cortadas durante o ano, além de poucas árvores espaçadas ao longo da área. A área 2, com 300 metros de extensão, começa a aproximadamente 20 m da área 1. Esta área foi dividida em duas sub-áreas com 225 m (parcelas 51 a 124) e 75 m (parcelas 125 a 150) de comprimento respectivamente. Uma das margens é delimitada pela floresta, enquanto a outra apresenta uma faixa de árvores com largura variando entre 3 e 5 metros, sendo cercada mais externamente por uma plantação de milho. Intervenções antrópicas são raras, exceto pela passagem de carros pertencentes a segurança da reserva e de alguns animais domésticos de pequeno porte.

### **Padrão de abundância e comportamento durante o dia**

As estimativas da abundância relativa de borboletas ao longo do dia foram realizadas utilizando o método de varreduras com áreas fixas durante cinco dias na época chuvosa (entre fevereiro e março) e cinco dias na época seca (entre agosto e setembro). Este método consiste em percorrer cada área contando o número de indivíduos de cada espécie em cada parcela de três metros. Medidas de temperatura e umidade foram tomadas no início das varreduras realizadas a cada hora entre 0800 e 1700 h (horário de Brasília).

Entre os intervalos das varreduras, realizei observações dos comportamentos exibidos por machos de *P. phronius* escolhidos aleatoriamente. Com auxílio de uma rádio-gravador portátil, observei cada indivíduo até um período máximo de 30 minutos, contando quantos segundos foram gastos em cada comportamento. Os comportamentos foram classificados da seguinte forma:

**Pouso:** indivíduo pousado sem exibir nenhum outro comportamento;

**Cópula:** macho segurando a fêmea com a genitália (final de seus abdomens em contato);

**Defesa de território:** macho defendendo uma área determinada contra a entrada de outros machos da mesma ou de espécies diferentes;

**Patrulha territorial:** macho voando recorrentemente sob uma área determinada, normalmente com vôos circulares;

**Vôo:** deslocamento simples, normalmente em linha reta, entre os locais de descanso e/ou defesa;

**Forrageio:** indivíduos pousados sobre flores, frutas ou animais em decomposição com o aparelho bucal em contato com o substrato;

Muitas vezes, principalmente durante a manhã, não foi possível observar um indivíduo por 30 minutos completos. Excluir estas observações com menor duração das análises poderia diminuir a representatividade do padrão obtido por excluir indivíduos naturalmente mais agitados, além de diminuir drasticamente o número de amostras. Para reduzir o efeito das diferenças no tempo de observação, calculei a proporção de tempo gasta em cada comportamento. Os dados foram transformados usando o arco seno da raiz quadrada da proporção de tempo em cada comportamento para a realização de testes paramétricos (Zar 1999).

Os dados referentes ao número de machos por hora em cada dia amostrado não cumpriam as premissas para a realização de testes paramétricos, assim para a adequação dos dados as estimativas de abundância durante o dia foram obtidas com base na média de machos em cada horário somando os cinco dias amostrados para cada estação (este mesmo método foi empregado para a obtenção dos valores de temperatura e umidade). Os resultados foram analisados usando análise de covariância, tendo como variável resposta a abundância de indivíduos e variáveis explicativas a temperatura e a época do ano (Snedecor & Cochran 1980).

### **Criação de larvas**

Fêmeas virgens de *P. phronius* obtidas de criação em laboratório foram soltas no campo para comparar o seu horário de emergência e período de receptividade sexual em relação ao horário de

defesa territorial. Para a criação das larvas em laboratório, os ovos foram obtidos de fêmeas selvagens coletadas em áreas externas à reserva e mantidas dentro de sacos plásticos umedecidos. Cada ovo foi acondicionado em um copo plástico (250 ml) e mantido sob condições de laboratório. A limpeza dos potes foi feita diariamente e a alimentação das larvas consistiu de folhas da gramínea *Axonopus compressus* (Swarts 1812) Beauv. colocadas duas vezes ao dia.

As pupas foram pesadas em uma balança semianalítica (precisão de 1 mg) após um período mínimo de um dia depois da formação do casulo. As fêmeas recém nascidas foram soltas próximas aos locais com presença dos machos e observadas continuamente por, no mínimo uma hora ou até a perda do contato visual.

Fêmeas com um ou mais dias de vida também foram soltas para o acompanhamento. Antes da soltura, estas fêmeas foram marcadas com letras escritas na região ventral das asas anteriores com auxílio de uma caneta de retroprojektor preta.

## Resultados

### Padrão de abundância durante o dia

A temperatura e a umidade relativa do ar estavam altamente correlacionadas ao longo do dia nas estações seca ( $r=0,72$ ) e chuvosa ( $r=0,73$ ). Na área 1, a abundância de machos de *P. phronius* aumentou junto com temperatura em ambas as estações (Tabela 1.1, Figuras 1.1 e 1.2). Na área 2 este padrão foi semelhante, entretanto, o efeito da temperatura sobre o aumento do número de machos foi maior durante a estação chuvosa (ANCOVA,  $F_{(1,18)}=22,1$ ,  $p<0,001$ ; Figuras 1.3 e 1.4). O aumento da abundância de machos de *P. phronius* em relação à temperatura foi mais acentuado apenas na área 2 durante a estação chuvosa, não havendo diferença entre as áreas em outros períodos (Inferência por intervalo de confiança; Figura 1.5).

Tabela 1.1. Resultado da análise de covariância entre a abundância de *P. phronius* e a temperatura em cada estação do ano na área 1.

<b>Efeito</b>	<b>ANCOVA</b>	<b>p</b>
Estação	$F_{(1,18)}=0,22$	0,643
Temperatura	$F_{(1,18)}=9,27$	0,008
Estação*temperatura	$F_{(1,18)}=0,10$	0,754

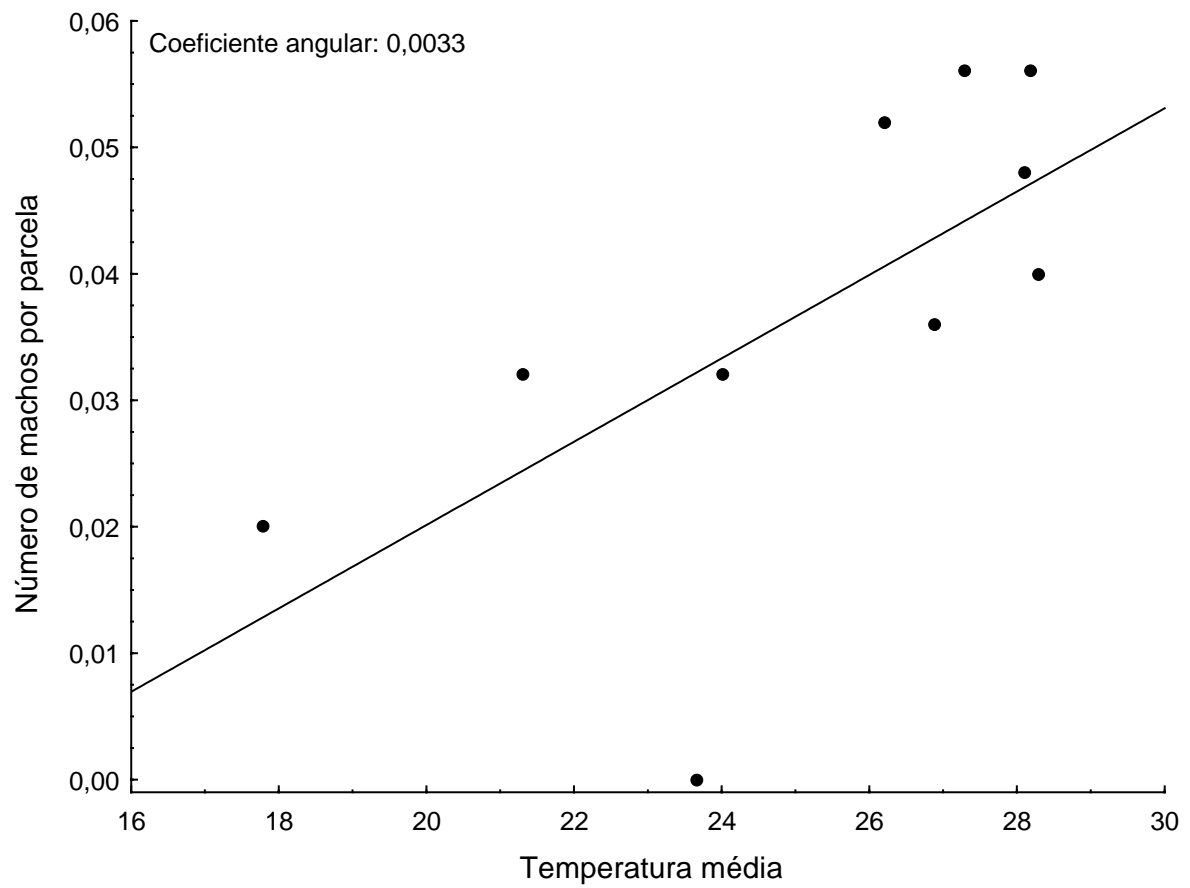


Figura 1.1. Relação entre a abundância média de machos de *P. phronius* por parcela e a temperatura na área 1 durante a estação seca.



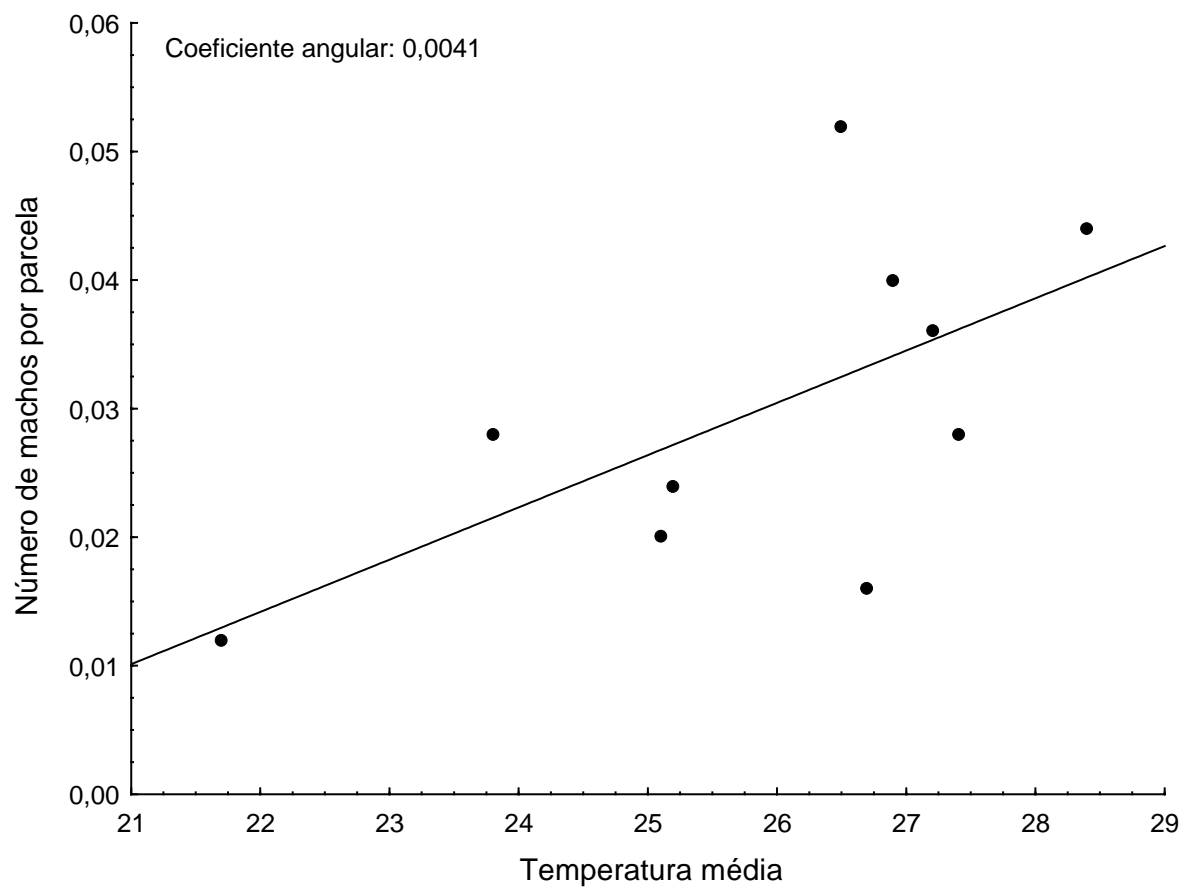


Figura 1.2. Relação entre a abundância média de machos de *P. phronius* por parcela e a temperatura na área 1 durante a estação chuvosa.

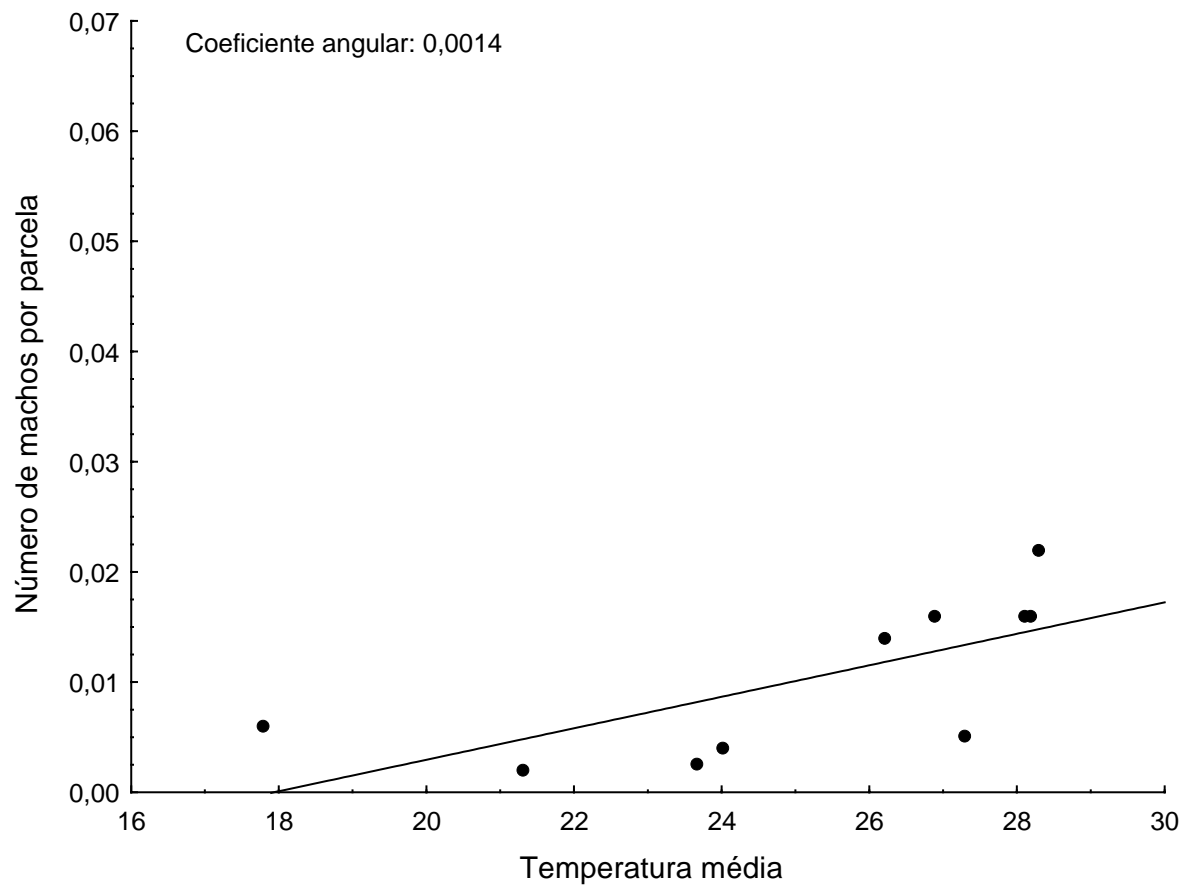


Figura 1.3. Relação entre a abundância média de machos de *P. phronius* por parcela e a temperatura na área 2 durante a estação seca.

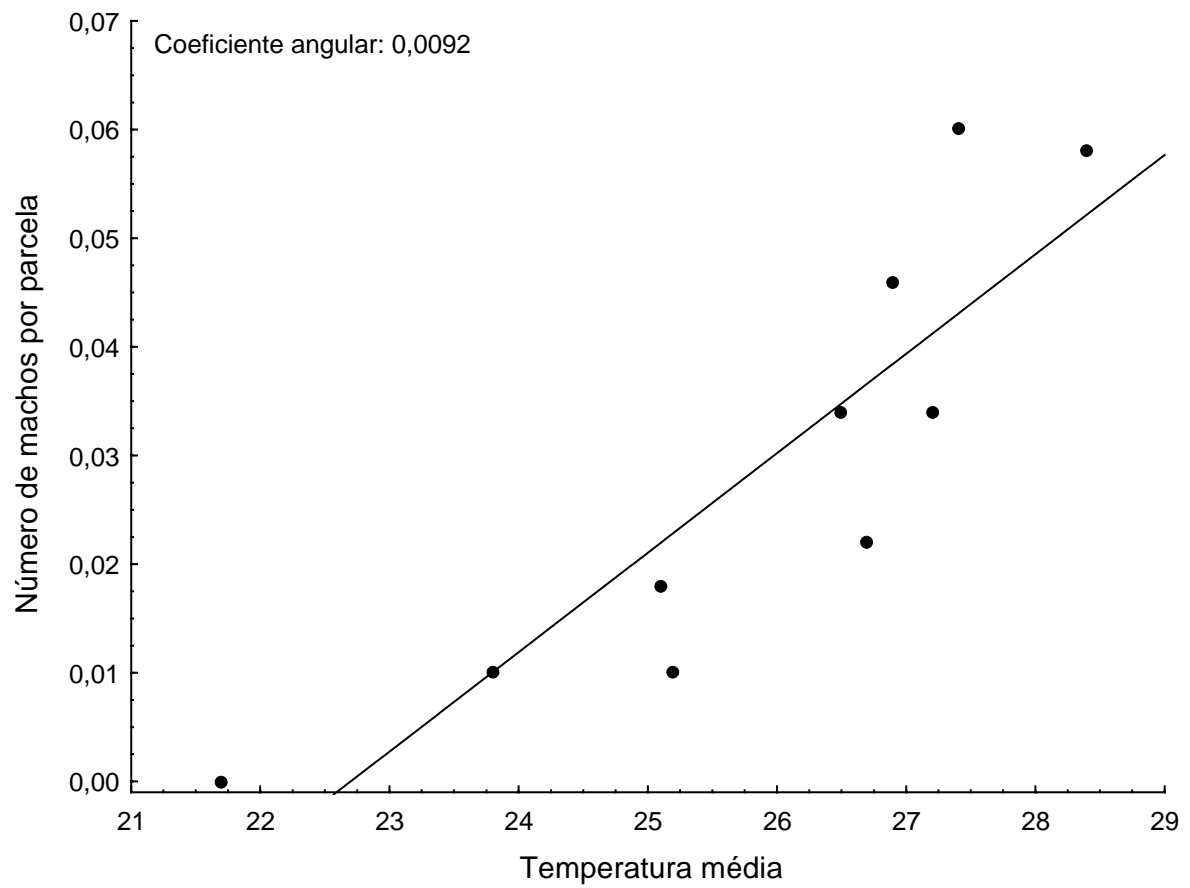


Figura 1.4. Relação entre a abundância média de machos de *P. phronius* por parcela e a temperatura na área 2 durante a estação chuvosa.

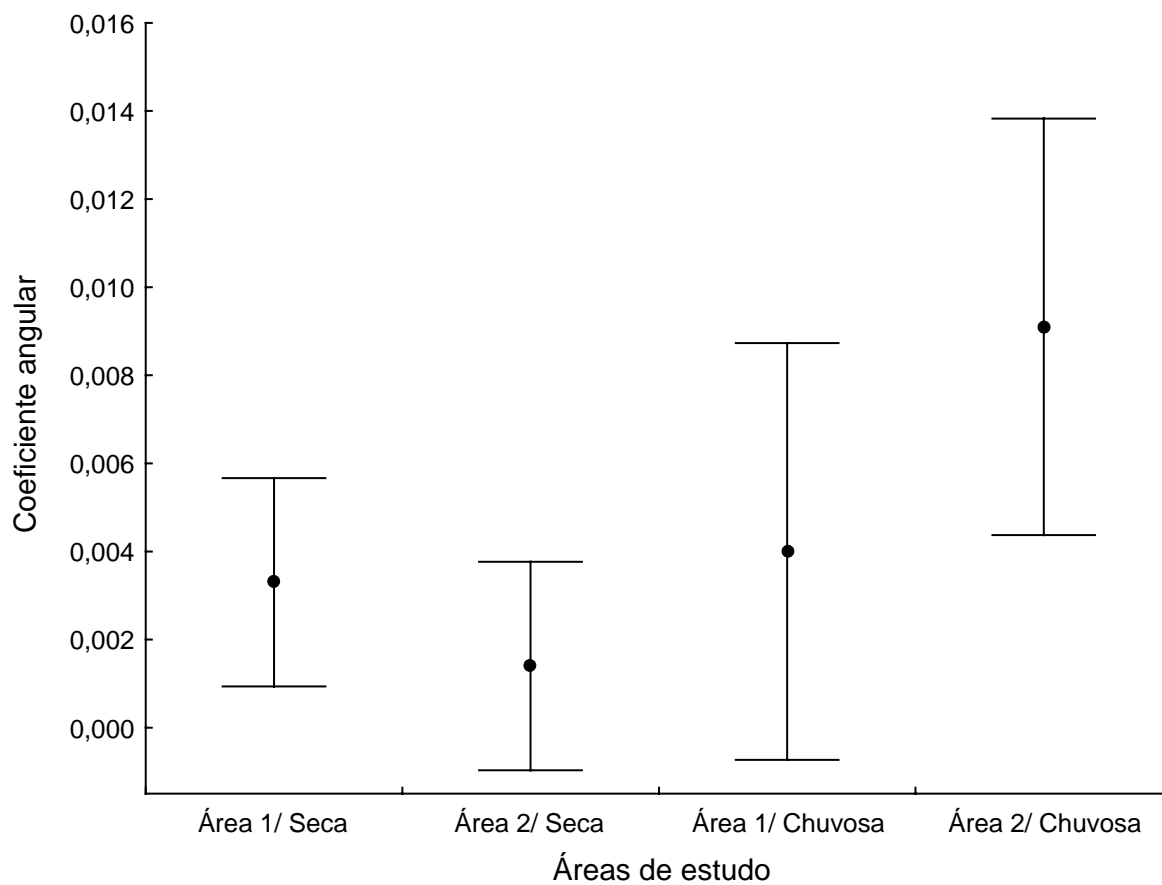


Figura 1.5. Inferência por intervalo de confiança dos coeficientes angulares das regressões entre a abundância de machos de *P. phronius* e temperatura em cada área e época de estudo. Barras indicam o limite de 95% de confiança.

Na área 1 a abundância de *H. hermes* não foi afetada pela temperatura durante a estação seca, mas diminuiu com o aumento da temperatura durante a estação chuvosa (ANCOVA,  $F_{(1,18)}=12,19$ ,  $p=0,003$ , Figuras 1.6 e 1.7). Nenhum indivíduo de *H. hermes* foi encontrado na área 2.

É possível que os indivíduos de *H. hermes* prefiram áreas mais iluminadas e mais quentes (como a margem da reserva) durante os horários mais frios do dia, enquanto nos períodos de maior temperatura eles se desloquem e dispersem em direção ao sub-bosque onde a incidência de luz é menor, reduzindo sua abundância na margem da reserva. Os períodos mais quentes coincidiram com os momentos de menor umidade. Talvez estes indivíduos sigam para o interior da floresta para evitar dessecação excessiva quando a umidade é menor.

Por outro lado, *H. hermes* não respondeu as variações de temperatura na época seca. A temperatura média e sua variação diária em cada estação foram semelhantes e é improvável que a diferença na variação de abundância tenha ocorrido em resposta a diferenças de amplitude térmica entre as estações. Alternativamente, a baixa abundância de *H. hermes* durante a época seca pode ter reduzido a probabilidade dos machos encontrarem fêmeas receptivas durante vôos de busca, e portanto, os machos tenham permanecido na borda da mata a espera de fêmeas vagantes por períodos mais longos.

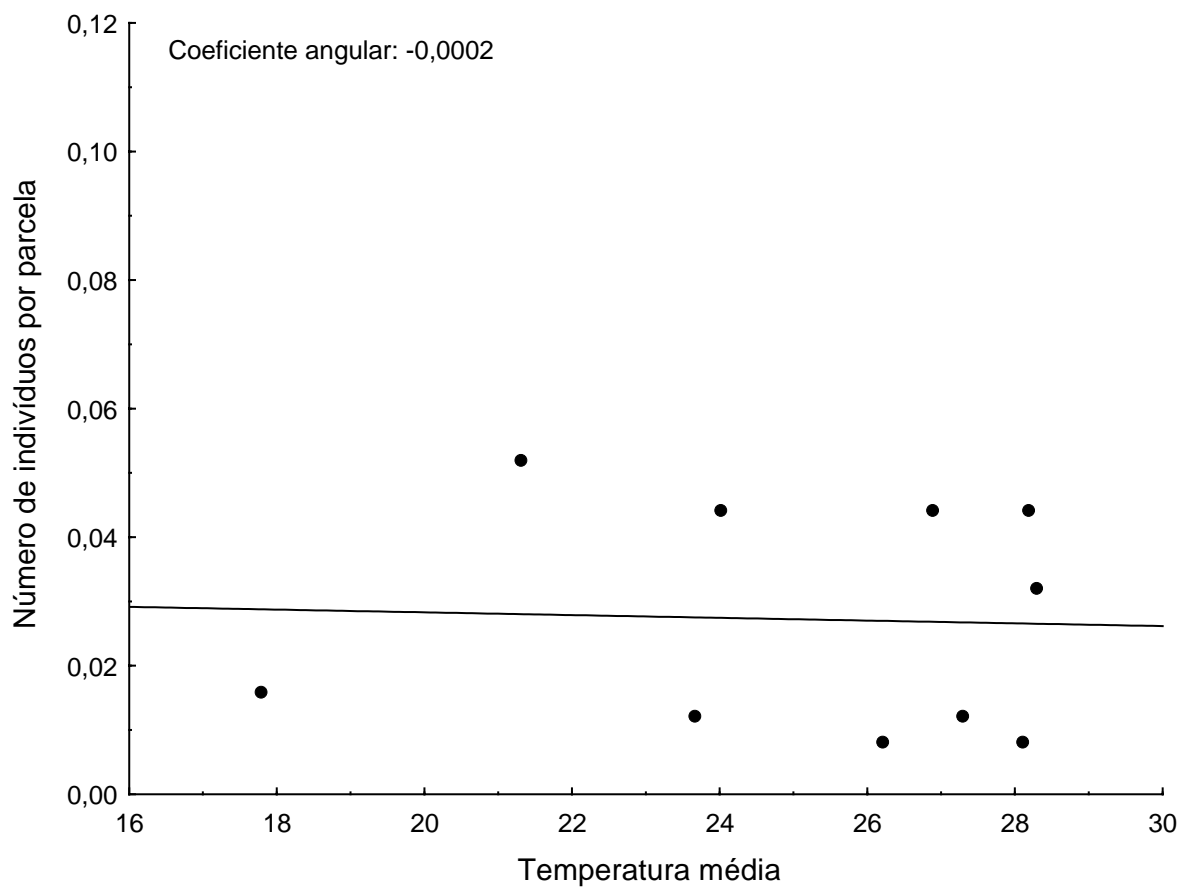


Figura 1.6. Relação entre a abundância média de indivíduos de *H. hermes* por parcela e a temperatura durante a estação seca.

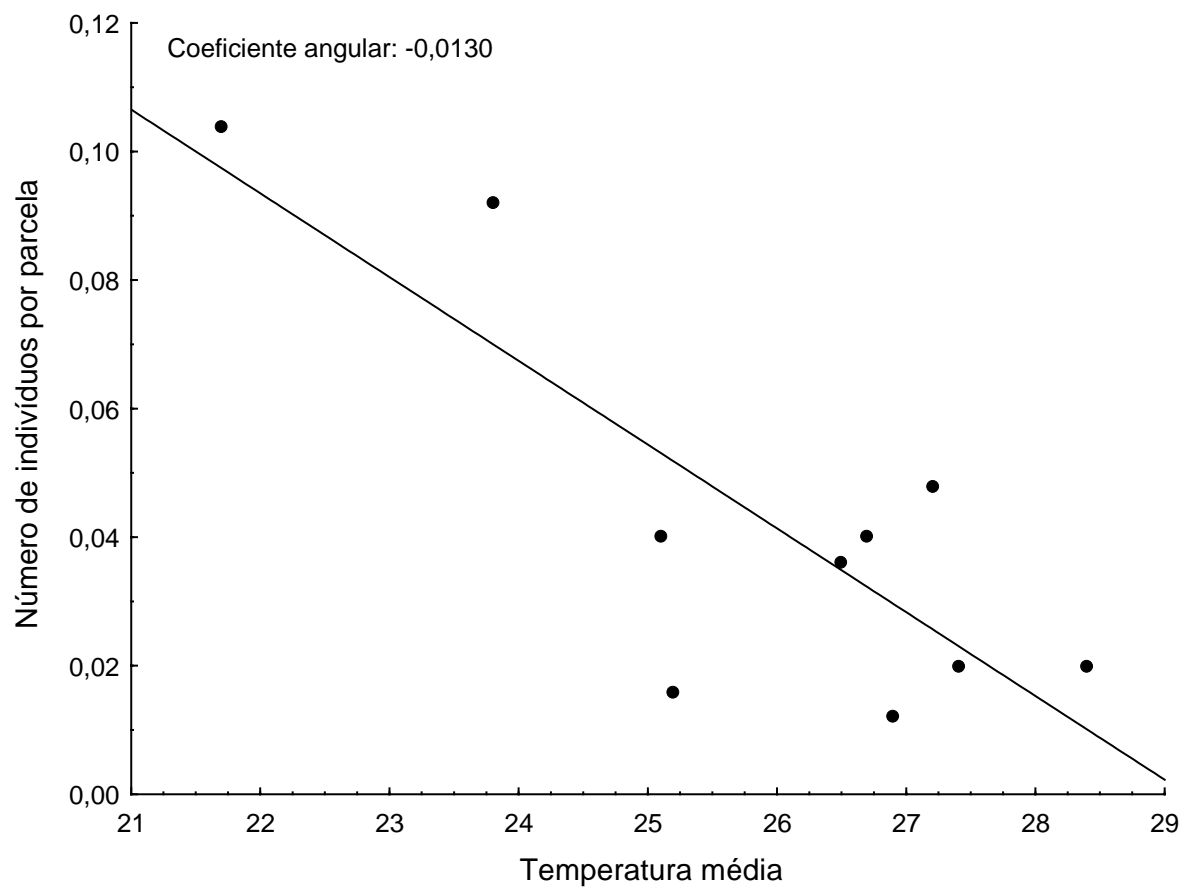


Figura 1.7. Relação entre a abundância média de indivíduos de *H. hermes* por parcela e a temperatura durante a estação chuvosa.

A variação de abundância de machos de *P. phronius* durante o dia foi diferente entre as duas áreas (Figura 1.8, 1.9, 1.10 e 1.11). Na área 1, durante a estação seca, houve um aumento da abundância a partir das 1100 h, permanecendo estável até próximo das 1700 h quando nenhum macho foi avistado novamente. A abundância média de *P. phronius* durante o dia foi semelhante nas épocas seca e chuvosa (teste t,  $t=0,964$ ,  $gl=8$ ,  $p=0,364$ ). Contudo, na estação chuvosa alguns machos ainda permaneceram nos parcelas após as 1700 h. Na área 2 houve um pico de abundância próximo as 1100 h, seguido por um decréscimo gradual até as 1700 h em ambas as estações. Neste local, a abundância média de machos ao longo do dia foi maior na estação chuvosa (teste t,  $t=-4,954$ ,  $gl=8$ ,  $p=0,001$ ), havendo maior variação do número médio de indivíduos por parcela entre as varreduras.

O aumento da abundância dos machos nos horários mais quentes aparentemente está relacionado com a atividade de defesa territorial, somado ao comportamento dos machos não territoriais (vagantes) que podem estar transitando nestes locais a procura de fêmeas. A redução da abundância dos machos nos horários mais frios pode ser resultado de uma maior dispersão ou redução de atividade.

A semelhança na abundância de *P. phronius* entre as estações somente na área 1 pode ter ocorrido devido a presença de frutas em decomposição durante a maior parte da estação seca em um trecho desta área. Durante a estação seca a disponibilidade de frutos na mata deve ser menor e, portanto, os indivíduos podem ter se aglomerado em torno destas fontes de alimento (uma descrição mais detalhada sobre a presença de frutos em decomposição e distribuição dos machos de *P. phronius* se encontra no capítulo 2).

A variação de abundância de *H. hermes* foi caracterizada por dois picos durante o dia (considereei como pico, valores acima da média de abundância de indivíduos durante todo o dia). Durante a estação chuvosa (média de 0,040 indivíduos por parcela durante o dia) um pico ocorreu no início da manhã entre 0800 e 0900 h e outro menor as 1500 h (Figura 1.12). Na estação seca (média de 0,027 indivíduos por parcela durante o dia) estes picos ocorreram entre 0900 e 1000 h e



entre 1200 e 1400 h (Figura 1.13). A abundância média de machos de *H. hermes* foi semelhante entre as duas estações (teste t,  $t=1,450$ ,  $gl=8$ ,  $p=0,185$ ).

Os picos de abundância de *H. hermes* ocorreram mais próximos do meio do dia na estação seca em relação ao período chuvoso. Esta redução no intervalo de tempo entre os picos pode ser resultado de diferenças nos horários com temperaturas mais adequadas para atividade das borboletas. Contudo, os picos de abundância não estiveram relacionados com as temperaturas verificadas durante as observações (regressão logística,  $\chi^2=0,228$ ,  $n=20$ ,  $p=0,633$ ).

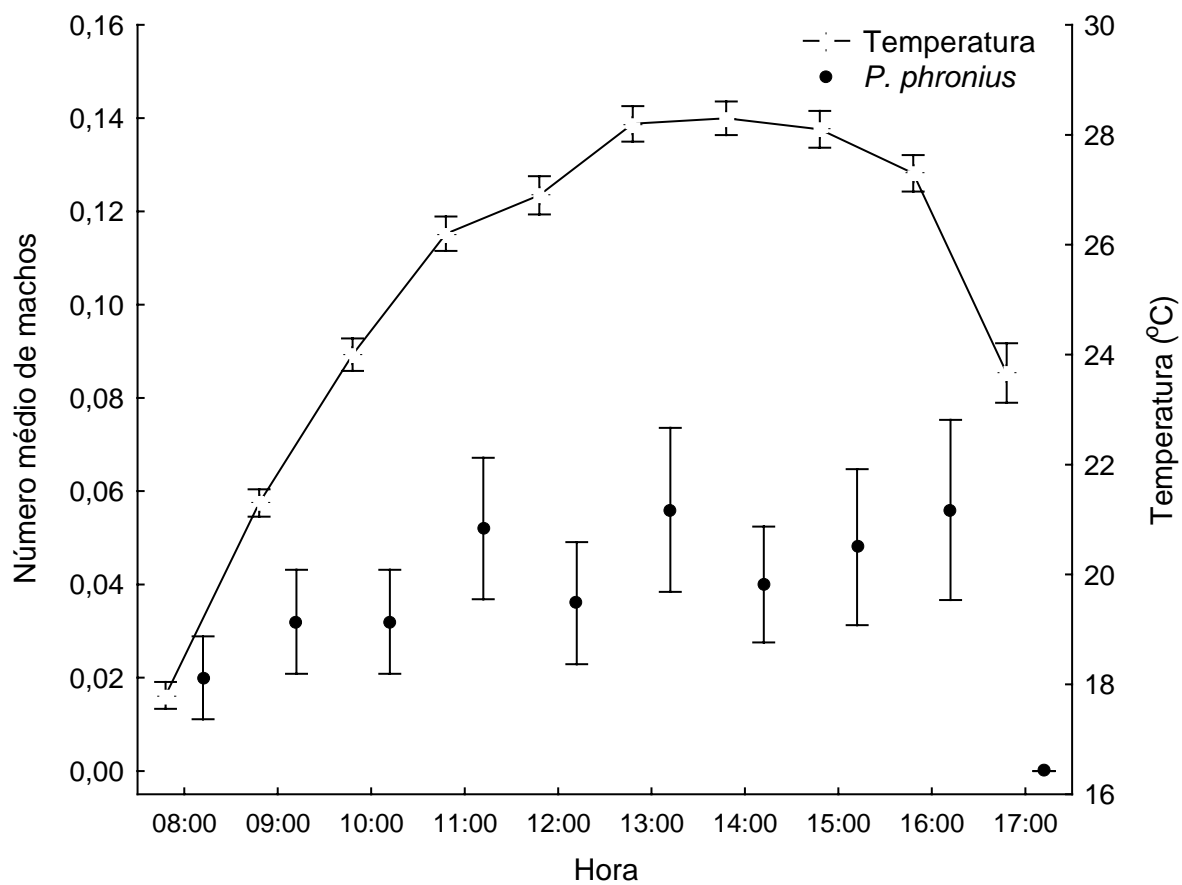


Figura 1.8. Abundância média de machos de *P. phronius* em relação à temperatura ao longo do dia na área 1 durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

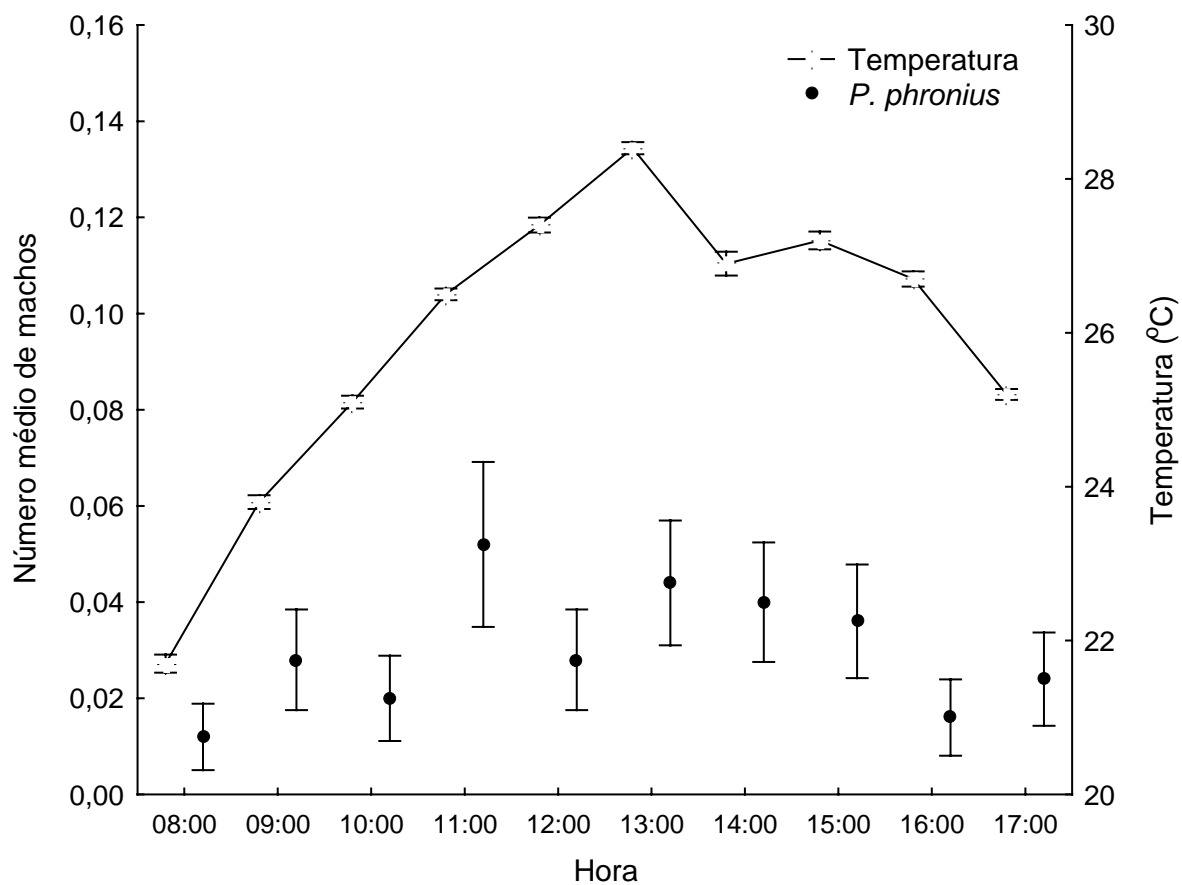


Figura 1.9. Abundância média de machos de *P. phronius* em relação à temperatura ao longo do dia na área 1 durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

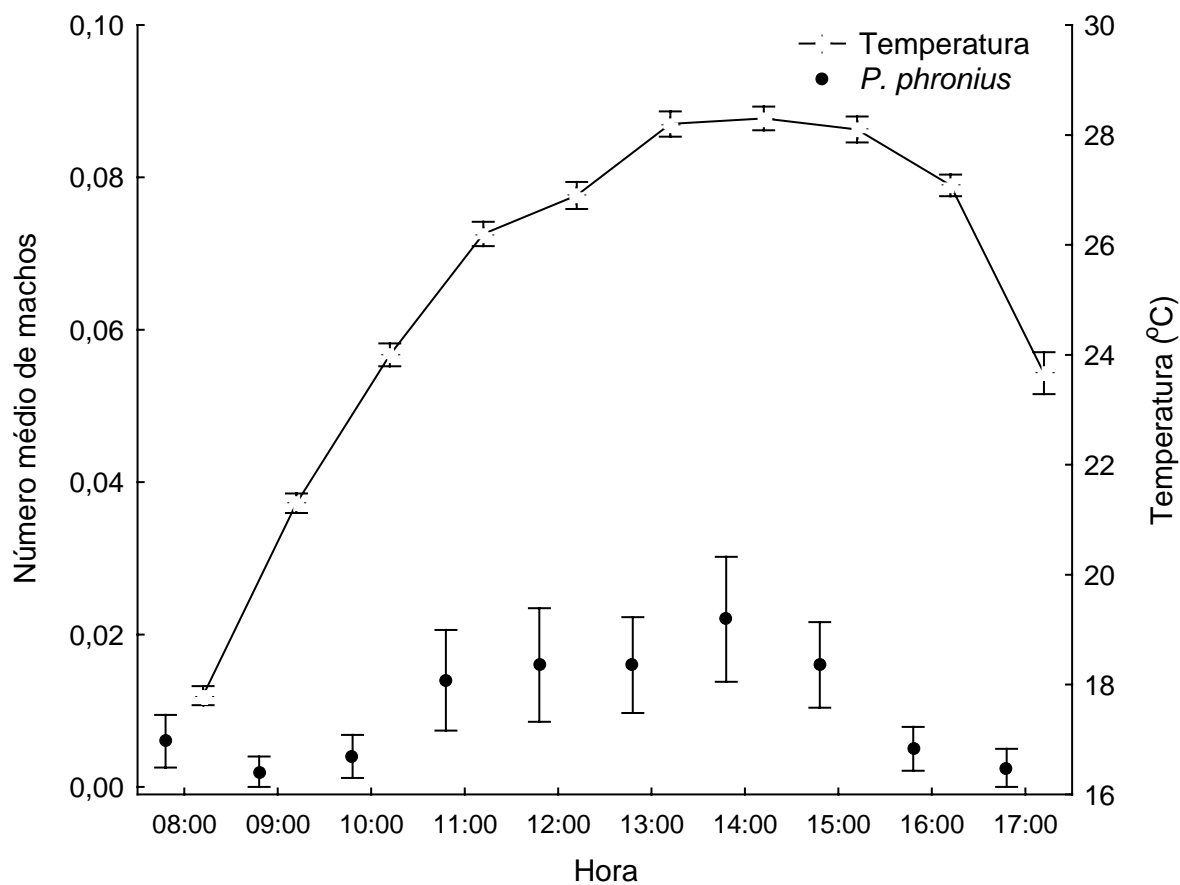


Figura 1.10. Abundância média de machos de *P. phronius* em relação à temperatura ao longo do dia na área 2 durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

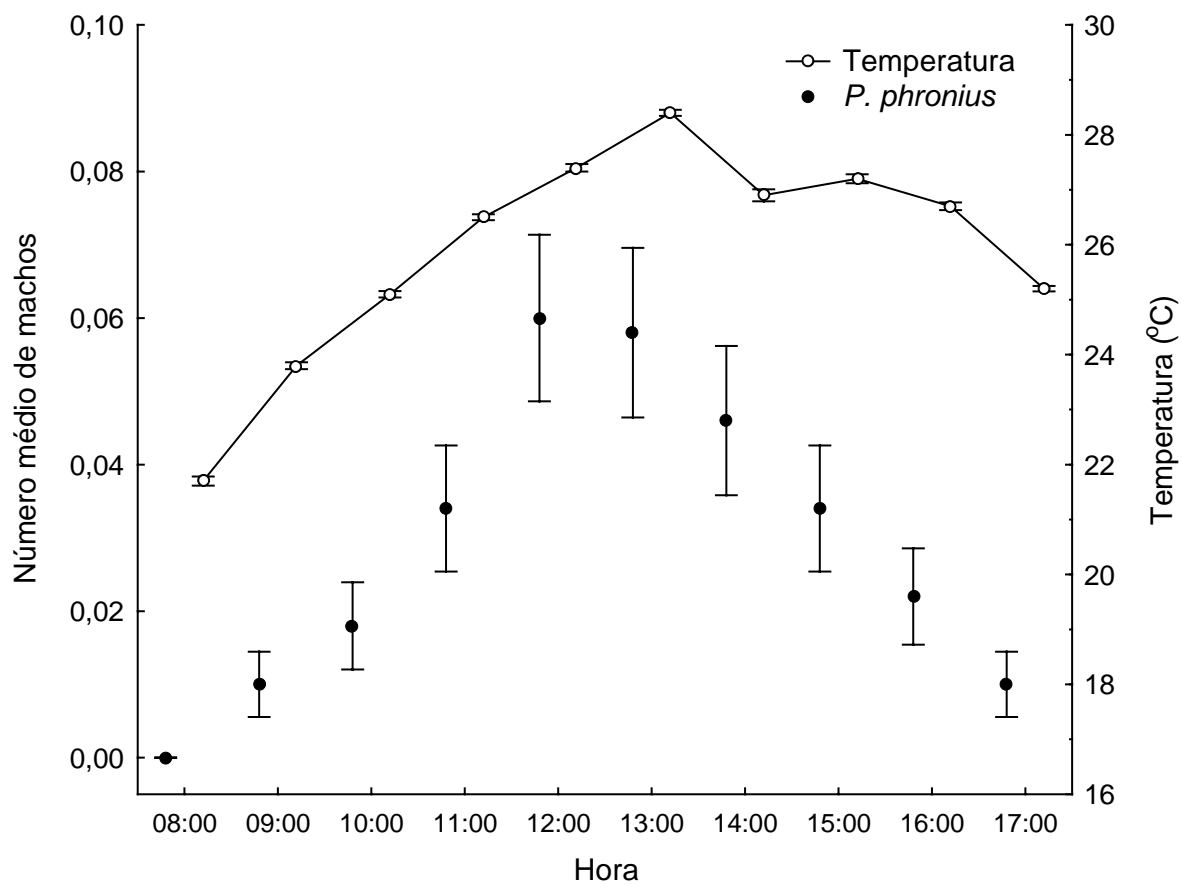


Figura 1.11. Abundância média de machos de *P. phronius* em relação à temperatura ao longo do dia na área 2 durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

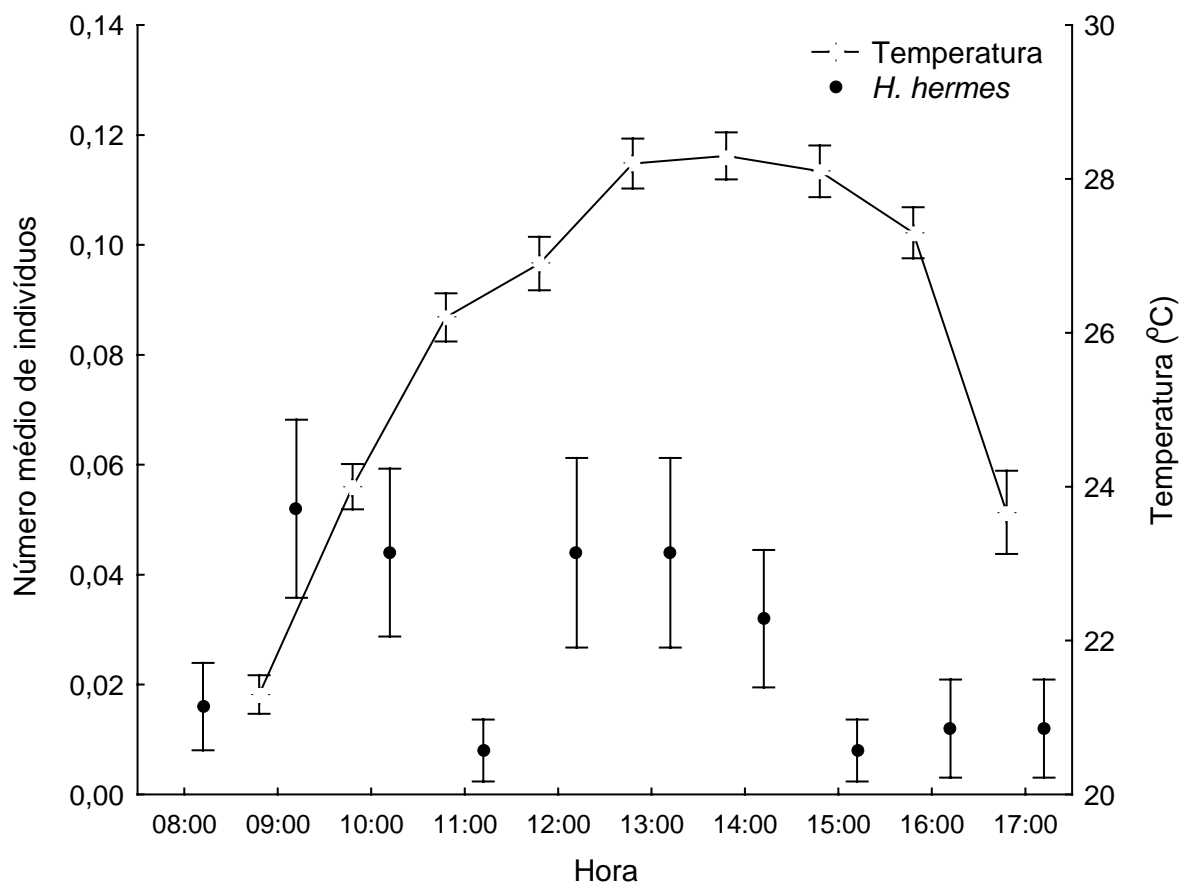


Figura 1.12. Abundância média de *H. hermes* em relação à temperatura ao longo do dia durante a estação seca. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

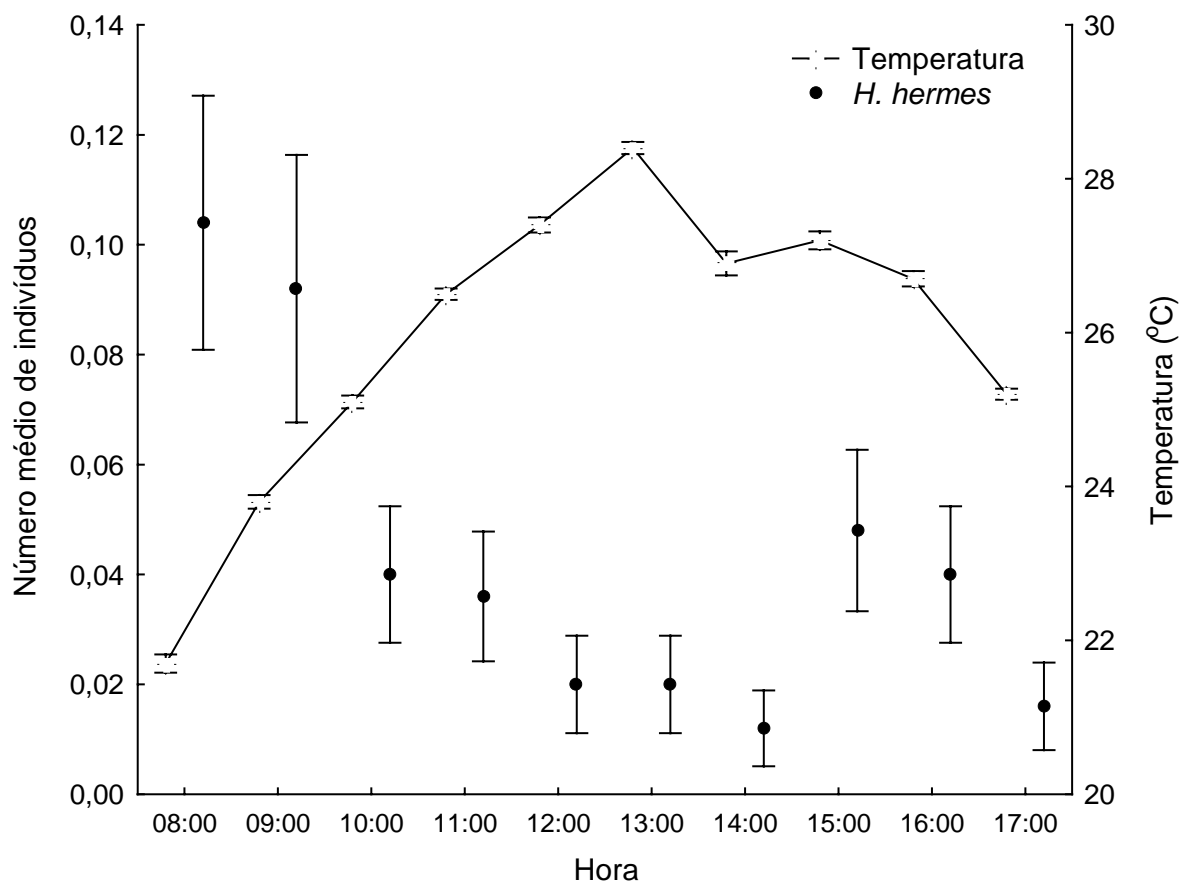


Figura 1.13. Abundância média de *H. hermes* em relação à temperatura ao longo do dia durante a estação chuvosa. As linhas estão conectando as médias de temperatura. Barras indicam o erro padrão.

## Observações comportamentais

Foram realizadas 71 observações comportamentais, sendo 48 durante a estação chuvosa e 23 durante a estação seca (Tabela 1.2). A proporção de tempo gasta em cada comportamento foi semelhante entre as estações (Figuras 1.14 e 1.15). Machos de *P. phronius* permaneceram pousados a maior parte do tempo, forrageando principalmente no início e final do dia.

Começando entre 1100 e 1200 h e indo até as 1700 h, os machos exibem comportamentos típicos de defesa territorial (defesa e patrulha do território). Durante a defesa, os machos se estabelecem ao lado ou dentro de manchas de sol próximas as árvores da borda da mata ou de frutas em decomposição, permanecendo pousados sobre folhíço ou sobre plantas a até 50 centímetros acima do chão. Durante este período, eles tipicamente fazem vôos curtos em direção a qualquer borboleta que passe voando sobre o território (mesmo borboletas de outras espécies de tamanho bem superior), voltando em seguida para o poleiro original ou um local próximo. Quando o território é invadido por outro macho de *P. phronius*, os dois iniciam uma série de perseguições em espiral ou em círculos até o abandono da área por um deles. Eventualmente, estas perseguições se estendem, abrangendo áreas bem superiores ao perímetro do território, normalmente com um ou ambos os indivíduos voltando para a área defendida (quando ambos voltavam, a disputa se iniciava novamente). Estes vôos podiam ser interrompidos por períodos de pouso nos quais ambos os machos permaneciam próximos, em sentidos opostos, abrindo e fechando as asas em intervalos maiores de tempo, até o início de uma nova sequência de perseguições. Em apenas uma disputa o macho vencedor voou sobre o perdedor (também em vôo), em linha reta, tocando-o na parte dorsal várias vezes até o abandono do território. A duração das disputas quando o oponente era outro indivíduo de *P. phronius* foi em média, 25,4 segundos mais longa que disputas envolvendo intrusos de outras espécies (teste de Mann-Whitney,  $U=142$ ,  $n=54$ ,  $p<0,001$ ). Nenhum indivíduo de *H. hermes* foi observado defendendo território.



Tabela 1.2. Número de observações comportamentais realizadas em cada horário durante as estações seca e chuvosa.

<b>Hora</b>	<b>Número de observações na estação chuvosa</b>	<b>Número de observações na estação seca</b>	<b>Total</b>
0800	6	0	6
0900	4	1	5
1000	7	2	9
1100	5	3	8
1200	6	3	9
1300	5	3	8
1400	4	3	7
1500	5	5	10
1600	6	3	9
Total	48	23	71

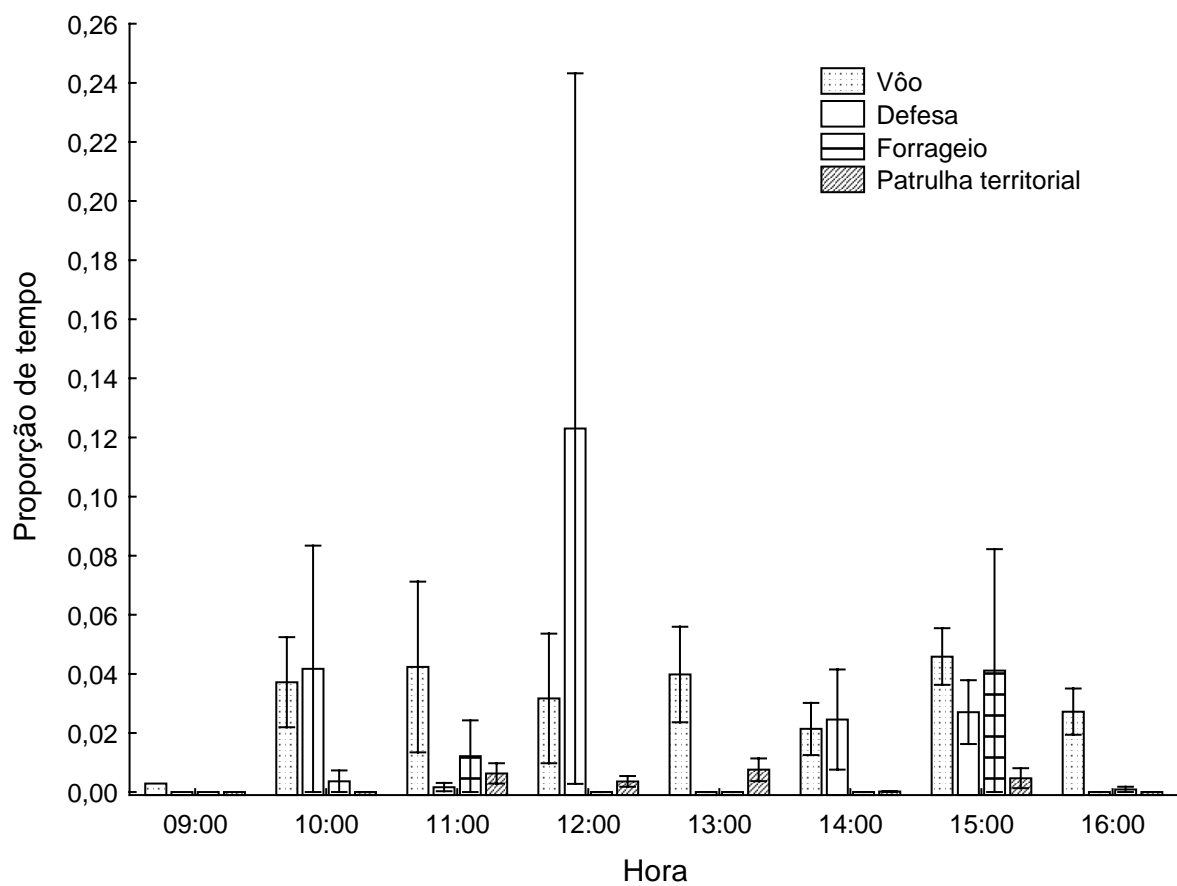


Figura 1.14. Proporção de tempo gasta em cada comportamento (excluindo pouso) por machos de *P. phronius* durante o dia na estação seca. Barras indicam o erro padrão.

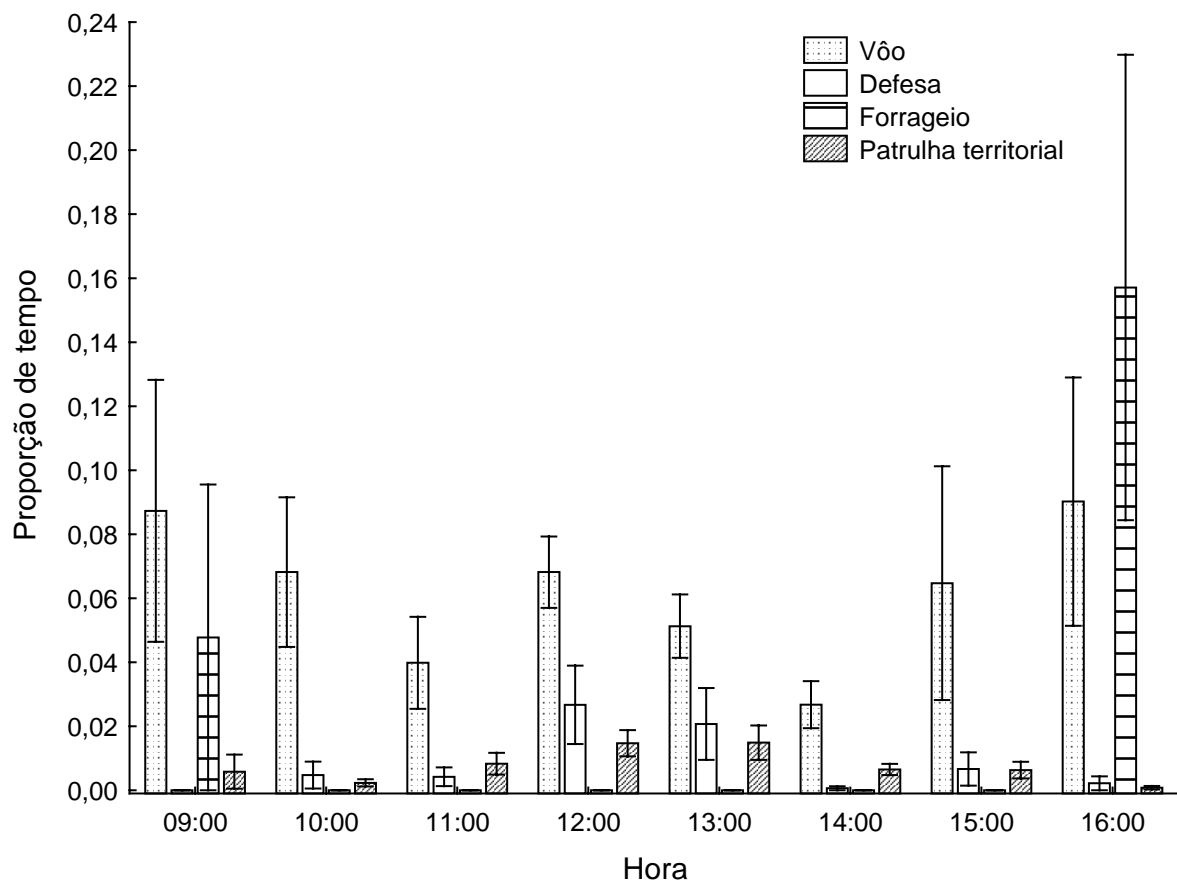


Figura 1.15. Proporção de tempo gasta em cada comportamento (excluindo pouso) por machos de *P. phronius* durante o dia na estação chuvosa. Barras indicam o erro padrão.

## Soltura de fêmeas

As fêmeas criadas em laboratório eclodiram entre 0850 e 1243 h (n=28). A maioria nasceu entre 1100 e 1200 h, e apenas uma fêmea foi observada eclodindo antes das 0900 h (Figura 1.16). A partir das primeiras larvas criadas, foi possível prever o dia de nascimento devido à mudança de coloração da pupa no dia de emergência. Também foi possível prever o sexo devido ao maior peso das pupas que deram origem às fêmeas (regressão logística,  $\chi^2=36,268$ , n=27, p<0,001, Figura 1.17).

Assim, colocamos no campo 14 pupas com fêmeas prestes a eclodir para observação comportamental. O comportamento de todas foi muito semelhante, as fêmeas recém nascidas permaneceram pousadas, em média, por 56 minutos (min=31 e máx=95), mas podendo realizar caminhadas curtas neste intervalo de tempo. Elas não reagiram a nenhum macho próximo e nenhum macho as detectou ou tentou copular. Consegui acompanhar 11 fêmeas até o momento do primeiro vôo e de sete delas por mais uma hora. Uma destas fêmeas permaneceu pousada por no mínimo 224 minutos depois do primeiro vôo, quando encerrei a observação.

Adicionalmente, sete fêmeas com um dia de vida e nove com dois a quatro dias de vida foram soltas no campo. Entre as fêmeas com um dia de vida, seis voaram imediatamente para a copa das árvores não sendo possível acompanhar seu comportamento. A fêmea restante permaneceu pousada por 30 minutos até a perda do contato visual. Quatro fêmeas com dois dias ou mais de vida voaram rapidamente no momento da soltura. Outras quatro permaneceram pousadas por mais de uma hora sem reagir aos machos próximos. Duas fêmeas com dois dias de vida foram reavistadas nas áreas de soltura. Um destes locais apresentava abundância de frutas em decomposição, e a fêmea respectiva foi avistada neste ponto em várias ocasiões.

Duas cópulas envolvendo fêmeas criadas em laboratório foram observadas. Uma ocorreu com a única fêmea solta com quatro dias de vida que voou rapidamente para a copa de uma árvore, mas desceu logo em seguida e copulou com um macho territorial próximo a área defendida por ele.

A outra foi observada em uma fêmea reavistada com quatro dias de vida, mas que havia sido solta no dia anterior.

Levando-se em consideração o tempo que as fêmeas gastam para realizar o primeiro vôo depois de abandonarem a pupa, o período em que elas entram em atividade coincide com os horários em que os machos começam a defender os territórios. Contudo, dificilmente esta sincronia temporal de emergência irá afetar os machos, já que os resultados sugerem que as fêmeas não estão sexualmente receptivas no momento de eclosão.

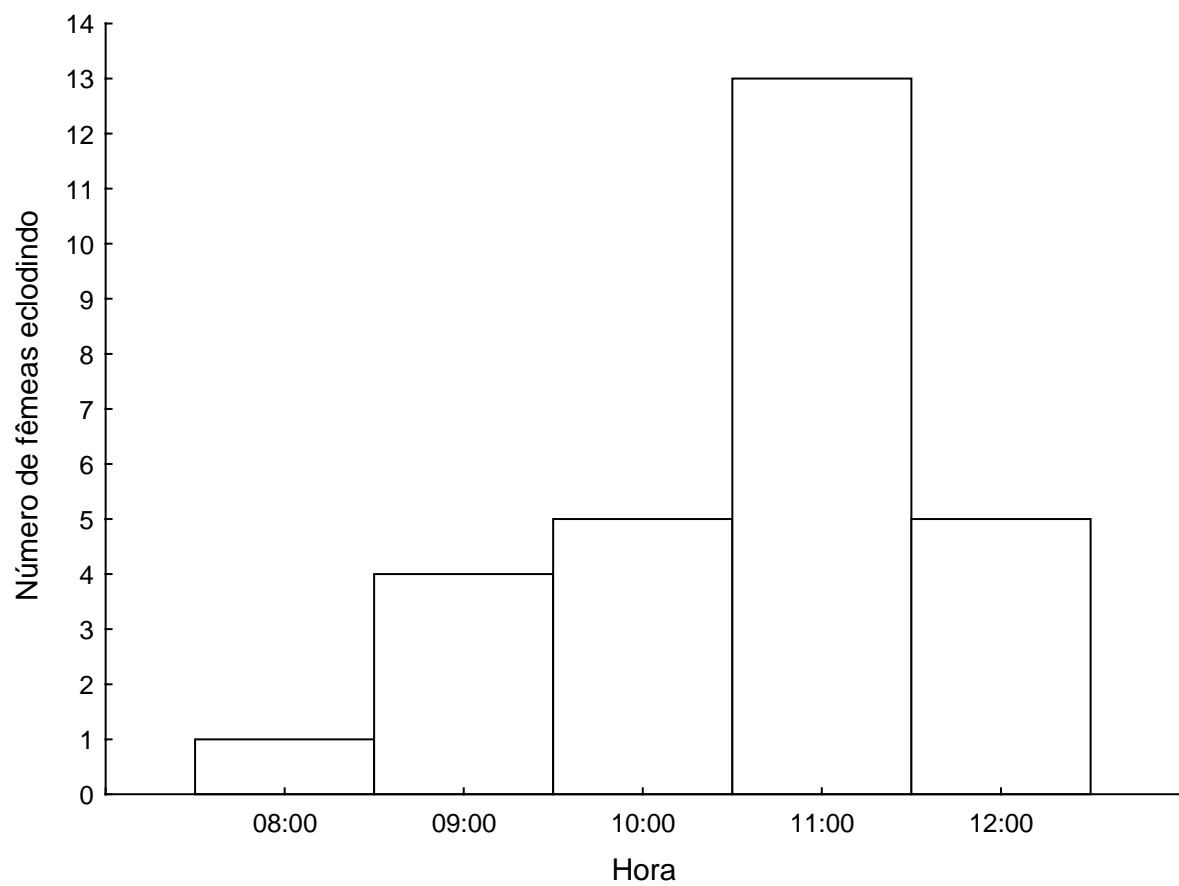


Figura 1.16. Número de fêmeas eclodindo por hora no campo ou em laboratório.

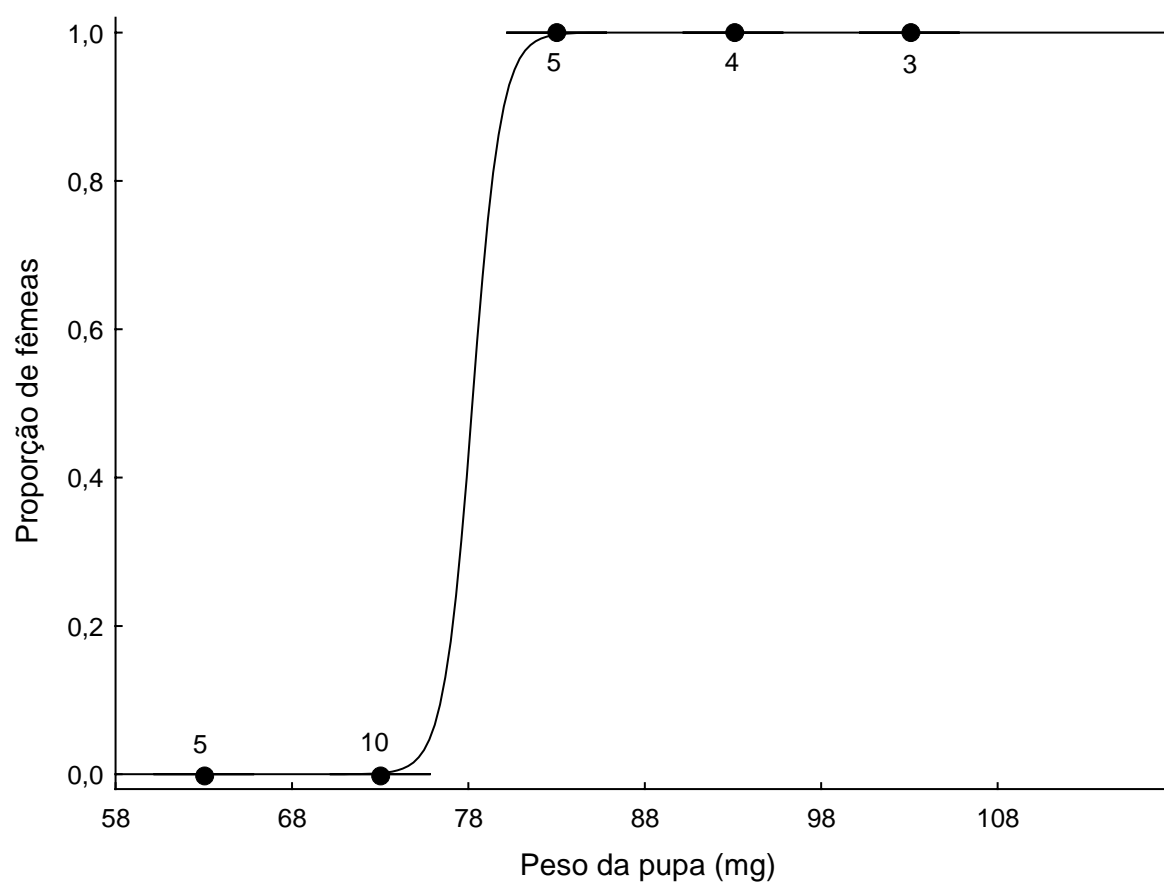


Figura 1.17. Proporção de fêmeas eclodindo em relação ao peso da pupa. Barras indicam o erro padrão. Os valores próximos aos símbolos mostram o número de amostras em cada classe de peso.

## Discussão

O aumento da atividade de borboletas com a elevação da temperatura já foi descrito para várias espécies (Wickman 1985b; Pivnick & McNeil 1987; Ravenscroft 1994; Dreisig 1995). Em *Pararge aegeria*, os machos se localizam na borda da mata em períodos mais frios, mas defendem manchas de sol no interior da floresta (onde as fêmeas estão mais concentradas) quando há aumento da temperatura (Shreeve 1984). É possível que *H. hermes* siga este mesmo padrão durante a estação chuvosa, já que nos horários de maior temperatura, o número de indivíduos na borda é menor. No entanto, na estação seca, a perda de calor deve ser maior ou as chances de encontrar fêmeas durante vôos de busca devem ser baixas e desta forma, estes insetos podem permanecer agregados na borda da mata por períodos mais longos.

Curiosamente *H. hermes* apresentou um padrão de abundância bem distinto do de *P. phronius*. Estas duas espécies são visualmente muito parecidas e devem sofrer pressões de predação e restrições fisiológicas semelhantes. Desta forma, era esperado que o padrão de variação de abundância em relação à temperatura fosse similar. Van Dyck (1997) sugere que indivíduos da borboleta *Pararge aegeria* com coloração de asa mais escura atingem maiores temperaturas corporais mais rapidamente que indivíduos mais claros e, por esta razão, possuem maior facilidade de permanecer em vôo. A coloração das asas de *H. hermes* é ligeiramente mais escura que a de *P. phronius*. Se este mecanismo se aplica a estas espécies, é possível que nos momentos com pequenos aumentos de temperatura, a maioria dos indivíduos de *H. hermes* possam se dispersar ao realizar vôos no interior da mata, causando a redução da abundância nas áreas de estudo.

Mas por que machos de *P. phronius* defenderam territórios enquanto machos de *H. hermes* não? Talvez as diferenças comportamentais entre os machos destas duas espécies ocorram em resposta ao padrão de distribuição temporal e espacial das fêmeas (Bradbury et al. 1986; Rutowski 1991). Por exemplo, machos da borboleta *Lethe diana* defendem territórios em épocas do ano em



que a probabilidade de encontro com fêmeas virgens durante vôos de busca é menor (Ide 2004).

Fêmeas de *H. hermes* podem não apresentar horários preferenciais de emergência ou mesmo estarem dispersas no ambiente, enquanto que as de *P. phronius* podem apresentar distribuição espacial previsível. As observações das cópulas depois do meio dia reforçam a possibilidade de que após alguns dias de maturação sexual, estas fêmeas se acasalam preferencialmente à tarde.

A maior duração das interações intraespecíficas em *P. phronius* quando comparada com as interações interespecíficas sugere que eles estejam defendendo ativamente estas áreas contra a entrada de outros machos, assim como já foi reportado para outras espécies de borboletas territoriais (Ravenscroft 1994; Fischer & Fiedler 2001).

Machos de *P. phronius* raramente foram observados se alimentando durante o período de defesa territorial, mesmo com a presença de gramíneas com flores ou de frutas em decomposição nas áreas defendidas. Em *Lycaena hippothoe* os machos defendem locais que contém néctar para as fêmeas, no entanto, o comportamento de forrageio, mesmo sendo mais comum à tarde, ocorre durante todo período de defesa territorial (Fischer & Fiedler 2001). Talvez a ausência de forrageio em *P. phronius* no início da tarde aumente as chances de detecção de eventuais fêmeas que transitem sobre os sítios de encontro.

Ao contrário dos outros relatos para as espécies tropicais, a abundância de *P. phronius* esteve relacionada com a temperatura (Freitas et al. 1997; Kemp & Rutowski 2001). Talvez a territorialidade nesta espécie seja favorecida em períodos mais quentes, assim como ocorre em *P. aegeria*, mas com os machos se estabelecendo na borda da mata como uma resposta às concentrações de fêmeas. Na espécie *Thymelicus lineola* as fêmeas requerem temperaturas mais elevadas que os machos para entrar em atividade (Pivnick & McNeil 1987). Fêmeas de *P. phronius* são maiores que os machos e devem necessitar de mais energia para se aquecer. Talvez a defesa de manchas de sol seja benéfica nos momentos de maior temperatura por facilitar a termoregulação dos machos que podem utilizar as sombras próximas evitando forte aquecimento e perda excessiva de

água, ao mesmo tempo, em que vigiam locais iluminados e mais quentes, presumivelmente mais adequados para as fêmeas. Por outro lado, as temperaturas nos trópicos normalmente são mais altas e menos variáveis que nas regiões temperadas e é provável que sua influência sobre o comportamento destes insetos seja baixa.

Freitas et al. (1997) sugerem que borboletas tropicais tendem a defender territórios por menos tempo que espécies temperadas devido a menor duração do amanhecer e do crepúsculo nos trópicos. Este padrão foi observado para espécies como *Caligo idomenaeus* (Freitas et al. 1997), *Heliconius sara* (Hernández & Benson 1998) e *Melanitis leda* (Kemp 2002; Kemp 2003). Uma espécie australiana, *Hypolimnas bolina*, aparentemente é uma exceção, com machos ativos nos territórios durante grande parte do dia (Kemp & Rutowski 2001). Contudo, os indivíduos desta espécie passaram aproximadamente 2 horas defendendo sítios em áreas distintas. O período de defesa observado em *P. phronius* é mais longo que nestas espécies, mas, é menor do que os períodos observados para espécies temperadas (Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985; Wickman 1985a; Rosemberg & Enquish 1991). Isto reforça a hipótese de que a maior estruturação temporal nos trópicos permite, de maneira geral, uma maior previsibilidade dos horários de encontro com as fêmeas, ou ainda, que fêmeas de espécies tropicais são temporalmente mais restritas.

## Literatura Citada

- Alcock,J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**, 309-317.
- Alcock,J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology* **97**, 103-118.
- Arndvist,G. & Nilsson,T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* **60**, 145-164.
- Bergman,K. 1999. Habitat utilization by *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) larvae and ovipositing females: implications for conservation. *Biological Conservation* **88**, 69-74.
- Bradbury,J., Gibson,R. & Tsai,I.M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour* **34**, 1694-1709.
- Brakefield,P.M. 1982a. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult behaviour, microdistribution and dispersal. *Journal of Animal Ecology* **51**, 713-726.
- Brakefield,P.M. 1982b. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. II. Population dynamics: the present position. *Journal of Animal Ecology* **51**, 727-738.
- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970a. Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 880-885.
- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970b. The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 119-129.

- Conrad, K.F. & Pritchard, G. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* **45**, 255-269.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Sparks, T.H. 1998. The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands. *Biodiversity and Conservation* **7**, 765-776.
- Dreisig, H. 1995. Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). *Oecologia* **101**, 169-176.
- Emlen, D.J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 335-341.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- Fischer, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour* **61**, 723-732.
- Forsyth, A. & Montgomerie, R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 73-81.

- Freitas,A.V.L., Benson,W.W., Marini-Filho,O.J. & Carvalho,R.M. 1997. Territoriality by the dawn's early light: the neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolini). *Journal of Research on the Lepidoptera* **34**, 14-20.
- Galetti,M. 1993. Diet of the scaly-headed (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* **25**, 419-425.
- Gothard,K., Nylin,S. & Wiklund,C. 1999. Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 424-429.
- Goulson,D. 1993. The evolutionary significance of bimodal emergence in the butterfly, *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **49**, 127-139.
- Hernández,M.I.M. & Benson,W.W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour* **56**, 533-540.
- Ide,J. 2004. Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research* **19**, 189-196.
- Kemp,D.J. 2002. Visual mate-searching behaviour in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Australian Journal of Entomology* **41**, 300-305.
- Kemp,D.J. 2003. Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 7-13.

- Kemp,D.J. & Rutowski,R.L. 2001. Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Natural History* **35**, 1399-1411.
- Knapton,R.W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 389-395.
- May,M.L. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* **46**, 1-32.
- May,M.L. 1979. Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* **24**, 313-349.
- Nylin,S., Wiklund,C. & Wickman,P.O. 1993. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. *Ecology* **74**, 1414-1427.
- Pivnick,K.A. & McNeil,J.N. 1987. Diel patterns of activity of *Thymelicus lineola* adults (Lepidoptera: Hesperiiidae) in relation to weather. *Ecological Entomology* **12**, 197-207.
- Ravenscroft,N.O.M. 1994. Enviromental influences on mate location in male chequered skipper butterflies, *Carterocephalus palaemon* (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Animal Behaviour* **47**, 1179-1187.
- Rosemberg,R.H. & Enquish,M. 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limnitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residence. *Animal Behaviour* **42**, 805-811.
- Rutowski,R.L. 1984. Sexual selection and the evolution of butterfly mating behavior. *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**, 125-142.

- Rutowski,R.L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**, 1121-1139.
- Rutowski,R.L. 2000. Postural changes accompany perch location changes in male butterflies (*Asterocampa leilia*) engaged in visual mate searching. *Ethology* **106**, 453-466.
- Rutowski,R.L., Demlong,M.J. & Leffingwell,T. 1994. Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa*, Nymphalidae). *Animal Behaviour* **48**, 833-841.
- Shreeve,T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* **42**, 371-377.
- Snedecor,G.W. & Cochran,W.G. 1980. *Statistical Methods*. 7th edn. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
- Stutt,A.D. & Willmer,P. 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* **55**, 1341-1347.
- Switzer,P.V. 1997. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour* **53**, 865-877.
- Van Dyck,H. 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour* **53**, 39-51.
- Wickman,P.O. 1985a. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* **33**, 1162-1168.

- Wickman,P.O. 1985b. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**, 233-238.
- Wickman,P.O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L) (Lepidoptera: Satyridae) and their behavior in relation to male territories before and after copulation. *Animal Behaviour* **34**, 153-157.
- Wickman,P.O. 1992. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour* **44**.
- Wickman,P.O., Garcia Baroos,E. & Rappegeorge,C. 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* - evidence agaisnt the hot-spot model. *Behavioral Ecology* **6**, 39-45.
- Wickman,P.O. & Wiklund,C. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* **31**, 1206-1216.
- Zar,J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4nd edn. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.



## Capítulo 2

### **Variação sazonal e influência de características ambientais sobre a escolha de territórios em *Paryphthimoides phronius* (Lepidoptera: Satyrinae)**

Vários fatores como a abundância de recursos (Carranza 1995), predação (Convey 1988) e competição (Thacker et al. 1998), podem controlar a distribuição espacial dos organismos. A disponibilidade de fêmeas também pode ser importante (Rutowski 1984; Conrad & Herman 1990; Rutowski 1991) e em insetos territoriais, os machos tendem a se estabelecer preferencialmente em locais onde as chances de acasalamento sejam mais altas (Wickman 1985a; Bradbury et al. 1986; Switzer 1993; Wickman & Rutowski 1999; Ide & Kondoh 2000). Nestas situações, a distribuição e a concentração dos machos pode variar em função da densidade de indivíduos, sazonalidade e da capacidade competitiva de cada um (Alcock & O'Neill 1986; Parker & Sutherland 1986; Ide 2004).

Em algumas espécies territoriais, os machos tendem a retornar diariamente para uma mesma área (alta fidelidade) e normalmente existem semelhanças fisionômicas nos sítios ocupados pelos machos de cada espécie (Wickman 1985b; Alcock 1987; Meek & Herman 1990). Por exemplo, nas libélulas *Calopteryx splendens xanthostoma* e *C. haemorrhoidalis*, os machos defendem territórios nas áreas de maior correnteza, onde as fêmeas preferem ovipor (Gibbons & Pain 1992). Já na mosca *Empis borealis* (um inseto em que as fêmeas se agregam a espera de machos para o acasalamento) os enxames sempre ocorrem em pontos específicos. No entanto, estes locais não apresentam nenhum recurso evidente que seja utilizados por estes insetos (Svesson & Petersson 1992).

Em borboletas, os sítios utilizados para a defesa de território são bem variáveis (Knapton 1985; Alcock & O'Neill 1986; Alcock & Gwynne 1988; Wickman et al. 1995; Freitas et al. 1997;

Kemp 2003). Em *Lycaena hyppothoe*, os machos defendem territórios em manchas de flores aparentemente mais atraentes para as fêmeas (Fischer & Fiedler 2001). Em *Asterocampa leilia*, eles se estabelecem próximos às plantas hospedeiras das larvas (Rutowski et al. 1994). Machos de *Pararge aegria* defendem manchas de sol no sub-bosque de matas em determinadas épocas do ano (Wickman & Wiklund 1983). Enquanto que em *Chlosyne californica* os machos tendem a se estabelecer em topos de morro durante a manhã e a patrulhar áreas mais baixas posteriormente (Alcock 1994).

A distribuição bem como as táticas dos indivíduos também podem apresentar variações sazonais. Na borboleta *Lethe diana*, os machos defendem territórios na primavera e no outono, mas não exibem este comportamento no verão, quando permanecem grande parte do tempo voando a procura de fêmeas (Ide 2004). Wickman e Wiklund (1983) observaram uma tendência de redução do tempo gasto em defesa territorial com a aproximação do verão na borboleta *Pararge aegeria*. A principal hipótese é de que com o aumento da temperatura no verão, os machos perdem menos calor durante o voo e, portanto, conseguem patrulhar a procura de fêmeas mais eficientemente.

Se os machos são capazes de distinguir entre as áreas para estabelecer seus territórios, então devem existir formas pelas quais eles avaliam cada local. Switzer (1997) sugere que machos da libélula *Perithemis tenera* avaliam a qualidade dos territórios com base na taxa de chegada de fêmeas. Em borboletas a frequência de visitação de fêmeas nos territórios geralmente é baixa (Alcock & O'Neill 1986; Hernández & Benson 1998; Fischer & Fiedler 2001). Portanto, é improvável que os machos utilizem o número de acasalamentos como uma estimativa da qualidade do território. Alternativamente, podem existir características ambientais que aumentem as chances de detecção de parceiras sexuais. Nas borboletas *Hypolimnas bolina* e *Vanessa kershawi*, os machos se estabelecem em corredores de mata que aparentemente podem direcionar fêmeas durante o voo (Alcock & Gwynne 1988; Kemp & Rutowski 2001).

A borboleta *Paryphthimoides phronius* comumente ocorre em bordas de mata onde é freqüentemente vista se alimentando de frutas em decomposição e das inflorescências de gramíneas. Machos desta espécie defendem territórios de acasalamento à tarde (aparentemente manchas de sol), porém não existe um detalhamento sobre os fatores que afetam a sua distribuição nestes locais. Embora espécies temperadas de satiríneos sejam bem conhecidas (Brussard & Ehrlich 1970a; Brussard & Ehrlich 1970b; Brakefield 1982a; Brakefield 1982b; Wickman & Wiklund 1983; Knapton 1985; Wickman 1985a; Wickman 1985b; Wickman 1986; Wickman 1992; Nylin et al. 1993; Goulson 1993; Dreisig 1995; Wickman et al. 1995; Van Dyck 1997; Stutt & Willmer 1998; Dennis et al. 1998; Bergman 1999; Gothard et al. 1999; Ide 2004), estudos de espécies tropicais ainda são raros.

Neste trabalho, descrevo o padrão de distribuição espacial e territorialidade de machos de *P. phronius* durante o ano e identifico algumas características ambientais que parecem estar relacionadas com a escolha dos territórios pelos machos. Observações preliminares sugerem que estes insetos defendem áreas iluminadas ou locais com frutas em decomposição. Assim, as principais características ambientais observadas foram manchas de sol, presença de frutas em decomposição e presença de árvores em ambos os lados da estrada que contribuiriam para a formação das manchas e de corredores que podem direcionar a passagem de fêmeas.

## **Metodologia**

### **Área de estudo**

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (22° 49'45" S e 47° 06'33" W, 600 m de altitude). Esta reserva é um fragmento de floresta com cerca de 250 ha. O clima da região é sazonal, com uma estação seca de maio a agosto, e uma estação úmida de novembro a fevereiro. A pluviosidade média anual é de cerca de 1500 mm e a temperatura média

anual cerca de 20°C (Galetti 1993). A fragmentação da floresta ocorreu nos anos 50 e a área está cercada por plantações de milho e soja, e mais recentemente por habitações humanas (Galetti 1993).

O local de estudo se encontra na borda da mata ao longo da estrada de terra que delimita a reserva. Nesta região foram escolhidas duas áreas de acordo com diferenças na vegetação e no grau de intervenção humana. Cada uma foi dividida em parcelas consecutivas lineares de três metros utilizando os postes que matem a cerca da reserva. As duas áreas foram divididas em parcelas consecutivas lineares de três metros de comprimento cada. A área 1 com cerca de 150 metros (parcelas 1 a 50) situa-se próxima a residências vizinhas a reserva com a outra margem da estrada adjacente a borda da mata. Aqui o lado externo sofre intensa intervenção humana como tráfego de carros, pessoas e animais domésticos. Esta borda apresenta gramíneas que são freqüentemente cortadas durante o ano, além de poucas árvores espaçadas ao longo da área. A área 2, com 300 metros de extensão, começa a aproximadamente 20 m da área 1. Esta área foi dividida em duas sub-áreas com 225 m (parcelas 51 a 124) e 75 m (parcelas 125 a 150) de comprimento respectivamente. Uma das margens é delimitada pela floresta, enquanto a outra apresenta uma faixa de árvores com largura variando entre 3 e 5 metros, sendo cercada mais externamente por uma plantação de milho. Intervenções antrópicas são raras, exceto pela passagem de carros pertencentes a segurança da reserva e de alguns animais domésticos de pequeno porte.

### **Estimativas de abundância durante o ano**

As estimativas da abundância de machos de *P. phronius* foram feitas através do método de varredura com áreas fixas. As varreduras foram realizadas entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área 1 e entre novembro de 2003 e setembro de 2004 na área 2. Este método consiste em percorrer as parcelas de cada área, a uma velocidade aproximadamente constante, contando o número de indivíduos. As varreduras foram realizadas sempre entre 1100 e 1400 h quando os machos tipicamente defendem territórios. Indivíduos de *Hermeuptychia hermes* são muito semelhantes aos

de *P. prhoni* e ocorrem juntamente com esta espécie na área 1. Por esta razão, em algumas ocasiões durante a varredura, era necessário parar em determinados parcelas para averiguar qual espécie estava presente. Contudo, evitei permanecer em uma mesma parcela por mais de um minuto para evitar que um mesmo indivíduo se deslocando no sentido da caminhada fosse contado mais de uma vez. Este procedimento foi realizado no mínimo três vezes por mês (com exceção de janeiro de 2004 quando apenas duas varreduras foram realizadas).

### **Distribuição dos machos**

A partir dos dados de varredura, calculei a abundância média de machos em cada parcela. Se os territórios diferem em qualidade, deve haver mais machos nas melhores áreas. A abundância média dos machos por parcela foi estimada tanto para o período total de estudo quanto para cada mês amostrado. Em cada parcela foram realizadas observações da presença de manchas de sol e de árvores próximas até uma distância de cinco metros da borda da estrada. Considerei um local como mancha de sol, quando ele apresentou uma área iluminada delimitada por sombra na estrada ou na sua margem. Às vezes uma mesma mancha se estendia por mais de uma parcela. Nesta situação toda a área iluminada foi classificada como mancha de sol. A associação entre presença de machos e de árvores foi feita utilizando o teste de qui-quadrado (Snedecor & Cochran 1980).

Se os territórios diferem em qualidade, é possível que alguns sítios sejam mais freqüentemente ocupados, enquanto locais piores sejam defendidos apenas nos momentos de maior densidade. Assim, foi feita uma análise entre o número de parcelas ocupadas e a abundância média de machos em cada mês utilizando análise de covariância (Snedecor & Cochran 1980). Considerei como variável resposta o número de parcelas ocupadas e como variáveis explicativas à abundância de machos e às áreas de estudo.

## **Efeito de frutas sobre a escolha dos territórios**

Para testar o efeito da presença de frutas sobre a escolha do território, montei um experimento em duas outras áreas na borda da mata. A primeira área foi muito semelhante à área 2, com árvores crescendo em ambos os lados da estrada e várias manchas de sol durante o dia. A segunda área apresentou árvores apenas na borda da mata e a outra margem foi adjacente a um campo de grama. Grande parte desta área permaneceu ensolarada durante a maior parte do dia, sem a ocorrência de manchas definidas de sol.

Em cada área, demarquei 30 parcelas de três metros cada (utilizando os postes que formam a cerca que delimita a reserva) e realizei, entre 1100 e 1400 h, varreduras em três dias consecutivos, contando o número de machos territoriais presentes. Após a terceira varredura, coloquei no meio de cada parcela uma quantidade fixa (utilizando uma pequena pá de jardinagem) de banana picada fermentada em caldo de cana por no mínimo 30 horas (“iscas”). A escolha do lado da estrada para colocação da isca foi feita aleatoriamente. Após aguardar no mínimo 24 horas, realizei novas varreduras nos três dias consecutivos.

Para verificar se os machos avistados estavam defendendo territórios, eu observava se eles realizavam comportamentos típicos de defesa, como ataque a outras borboletas e vôos de patrulha dentro do sítio defendido. Os experimentos em cada área tiveram um intervalo de duas semanas entre si para evitar possíveis influências das iscas de uma área sobre a outra.

Após o término destes experimentos, esta mesma metodologia foi repetida na primeira área. Contudo, para prolongar o efeito do estímulo das frutas sobre a atração dos machos de *P. phronius*, realizei a reposição das iscas por mais um dia além do habitual (após as varreduras do terceiro e quarto dia). A primeira varredura foi feita um dia depois da colocação das primeiras iscas. Se frutas em decomposição atuam como pistas para o estabelecimento dos territórios pelos machos, então deve haver um aumento de machos territoriais depois da colocação das frutas fermentadas.

O número de machos presentes foi muito baixo para permitir a utilização do teste t pareado, pois em cada parcela foi avistado no máximo um macho. Assim, a presença de machos territoriais antes e depois da colocação das iscas foi comparada utilizando teste exato de Fisher (Snedecor & Cochran 1980). A variável explanatória foi à presença de frutas e a variável explicativa machos territoriais em pelo menos um dos dias de amostragem.

## Resultados

### Distribuição dos machos

Foram feitas 62 varreduras na área 1 e 52 na área 2, com os machos defendendo territórios durante todo o período de estudo. Fêmeas foram raramente observadas, porém em três ocasiões uma fêmea foi vista acasalando com um macho territorial. Esta constância na defesa territorial durante o ano pode ser resultado da menor variação climática entre as estações na região tropical. É provável que as mudanças sazonais de temperatura não sejam suficientemente grandes para restringir a defesa territorial em *P. phronius*.

Em ambas as áreas existiram parcelas que não foram ocupadas por machos em nenhum momento do ano e poucos pontos apresentaram uma abundância média maior que 0,2 machos (Figuras 2.1 e 2.2). A densidade média de machos na área 1 foi de 0,33 indivíduos por parcela. Assim, as maiores concentrações de machos (valores acima desta média) ocorreram entre as parcelas 5-6 e 25-33. Na área 2 as maiores concentrações de machos (média anual de 0,042 machos por parcela) foram observadas nas parcelas 51, 54-55, 64, 66, 86, 92, 102, 105, 107-112, 115, 125-126, 139, 143-146 (Figura 2.2). Aqui existem árvores bem próximas a ambos os lados da estrada em toda sua extensão. Novamente os machos somente defenderam territórios nas manchas de sol.

Entre 1200 e 1300 h, 49 parcelas na área 1 (98%) apresentavam manchas de sol, enquanto 21 parcelas na área 2 (21%) apresentavam estas manchas. Trinta e oito parcelas na área 1 (76%) continham árvores em ambos os lados da estrada, entretanto, grande parte das árvores do lado da

borda da mata estavam no limite de cinco metros de distância da margem da estrada. Nesta área a presença de machos não estava relacionada com a presença de árvores em ambos os lados da estrada (qui-quadrado,  $\chi^2=0,411$ ,  $n=50$ ,  $p=0,521$ ).

Durante os 12 meses de recenseamento, os machos na área 1 se concentraram entre as parcelas 25 a 33 (Ex: Figuras 2.3A e 2.3B), com exceção de janeiro, quando os indivíduos estavam presentes apenas na parcela 6. Na área 2 a localização dos machos territoriais também não sofreu fortes alterações entre os meses (Ex: Figuras 2.4A e 2.4B). A análise de covariância mostrou que existe um aumento do número de parcelas ocupadas com o aumento da abundância média de machos independentemente da área de estudo (Tabela 2.1, Figuras 2.5 e 2.6), sugerindo que novos territórios são defendidos nestes períodos. Aparentemente, nos meses com baixa abundância de *P. phronius*, os territórios mais preferidos permaneceram ocupados por machos territoriais.



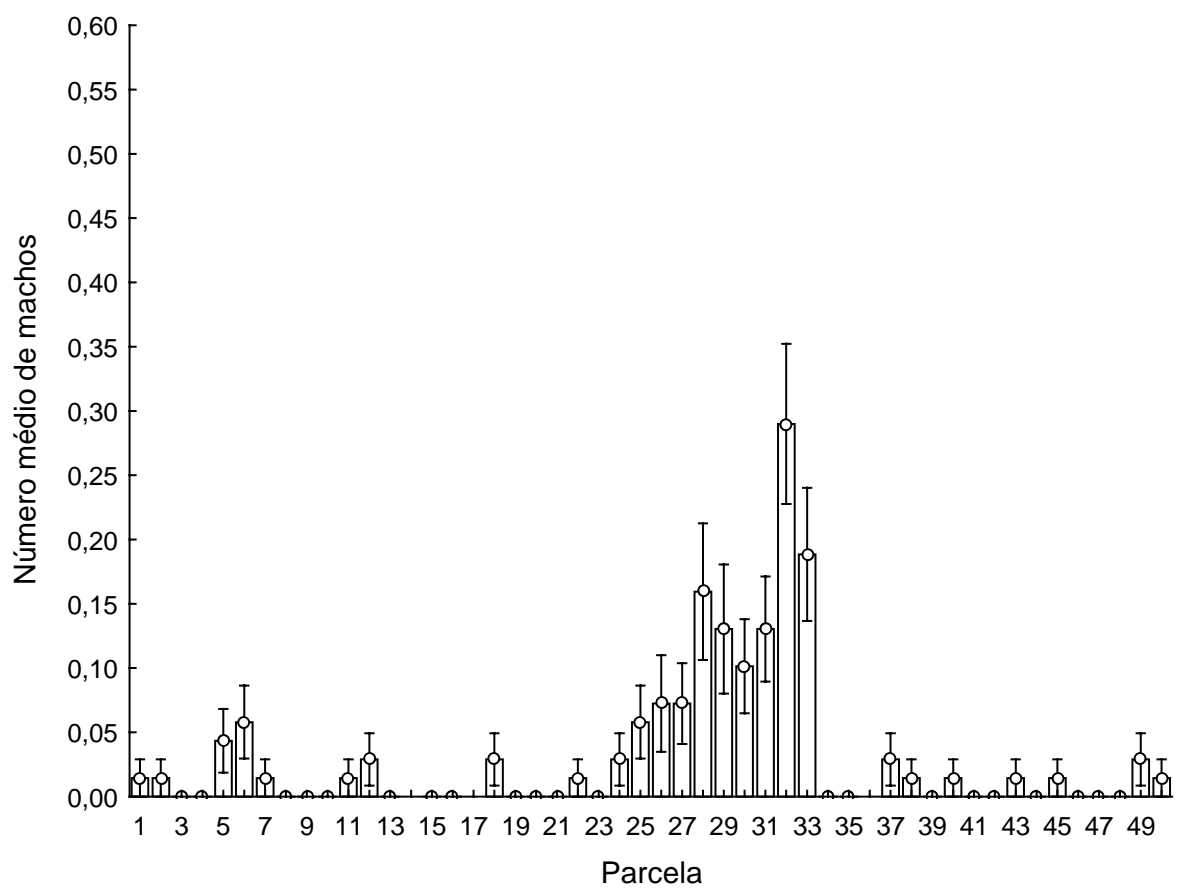


Figura 2.1. Número médio de machos em cada parcela entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área

1. Barras representam o erro padrão.

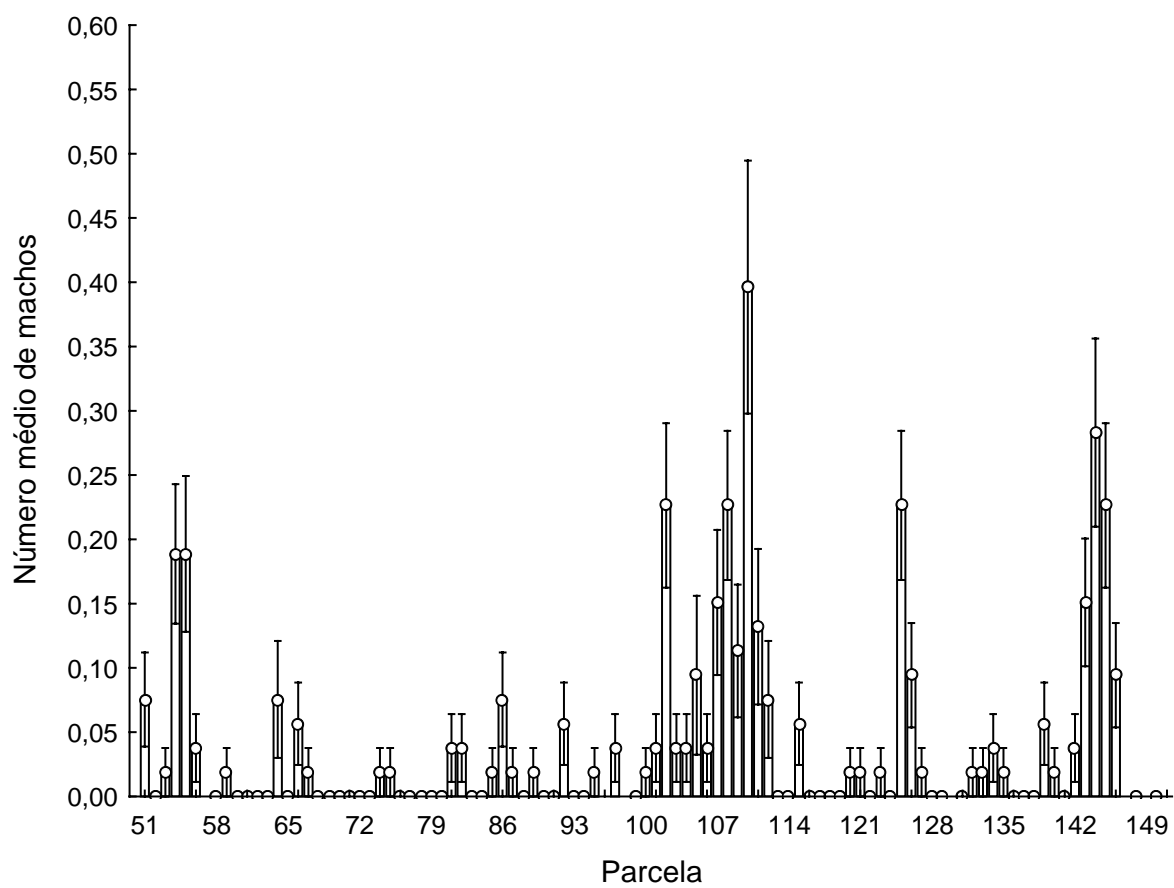
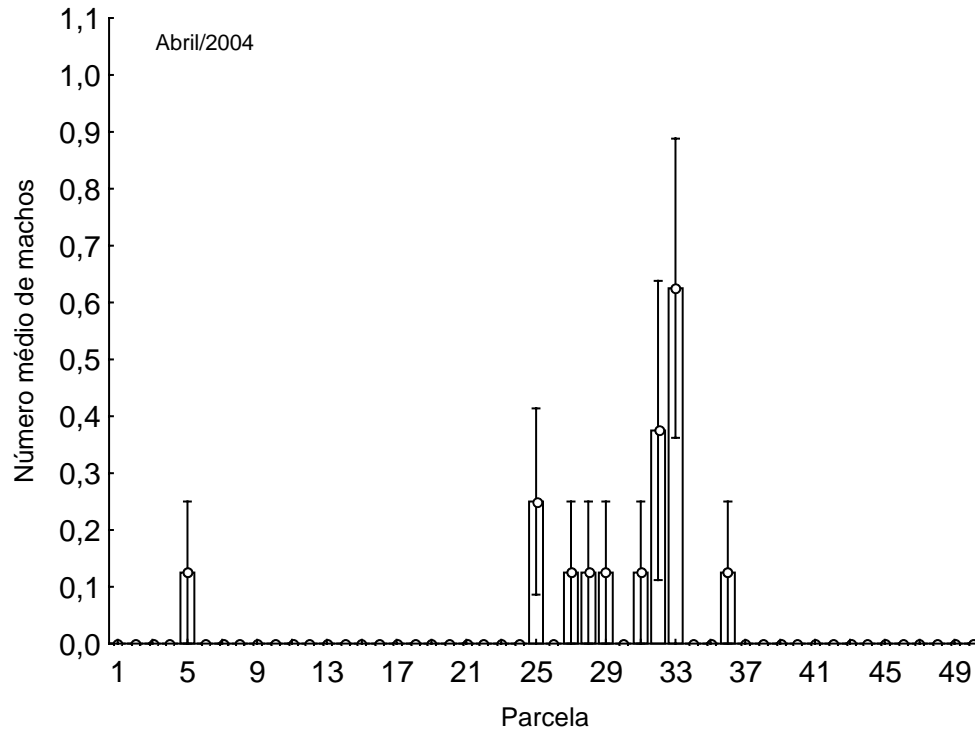


Figura 2.2. Número médio de machos em cada parcela entre outubro de 2003 e setembro de 2004 na área 2. Barras representam o erro padrão.

Tabela 2.1. Resultado da análise de covariância entre o número de parcelas ocupadas e a abundância de *P. phronius* em cada área de estudo.

Efeito	ANCOVA	p
Área	$F_{(1,21)}=0,02$	0,891
Densidade	$F_{(1,21)}=28,3$	<0,001
Área*densidade	$F_{(1,21)}=1,65$	0,215

A)



B)

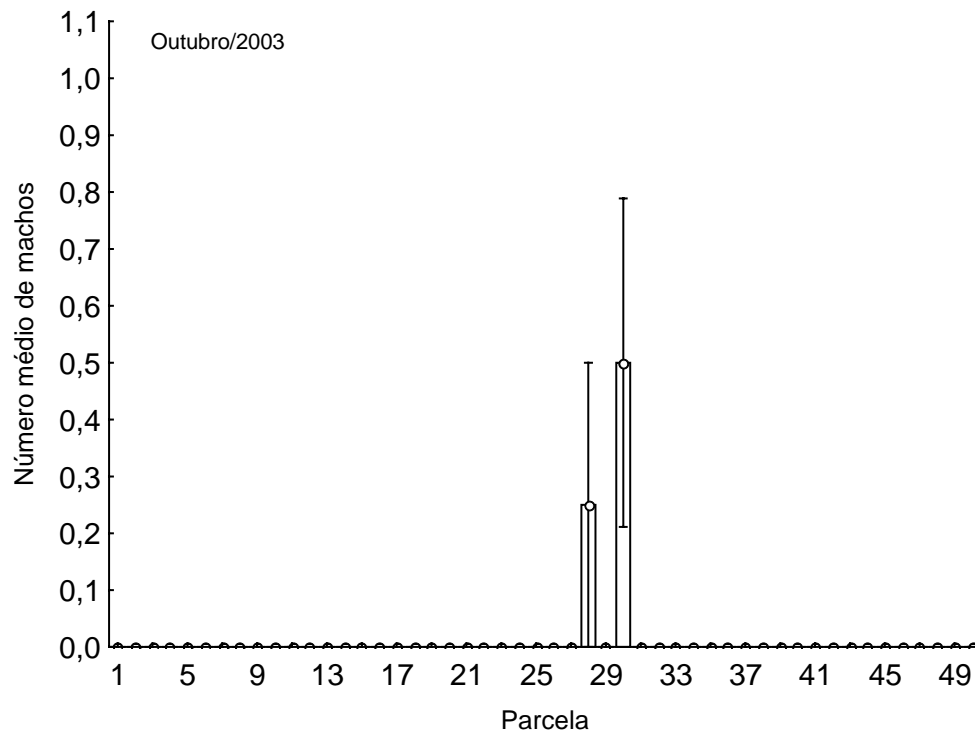
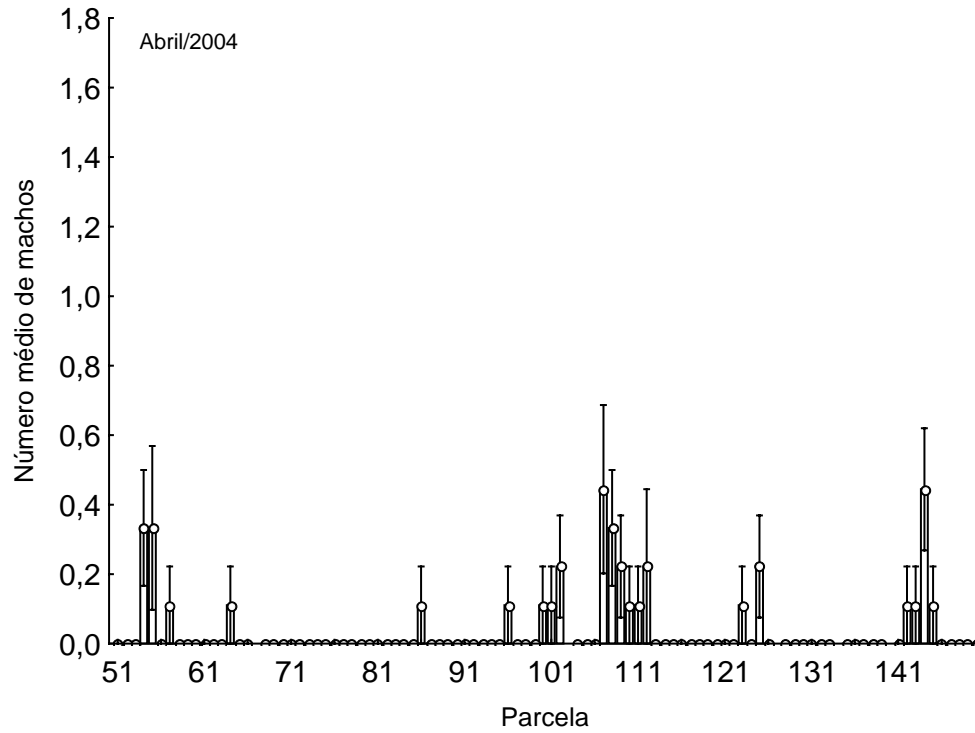


Figura 2.3. Comparação entre um mês com alto número de territórios ocupados (A) e um mês com baixo número de territórios ocupados (B) na área 1. Barras representam erro padrão.

A)



B)

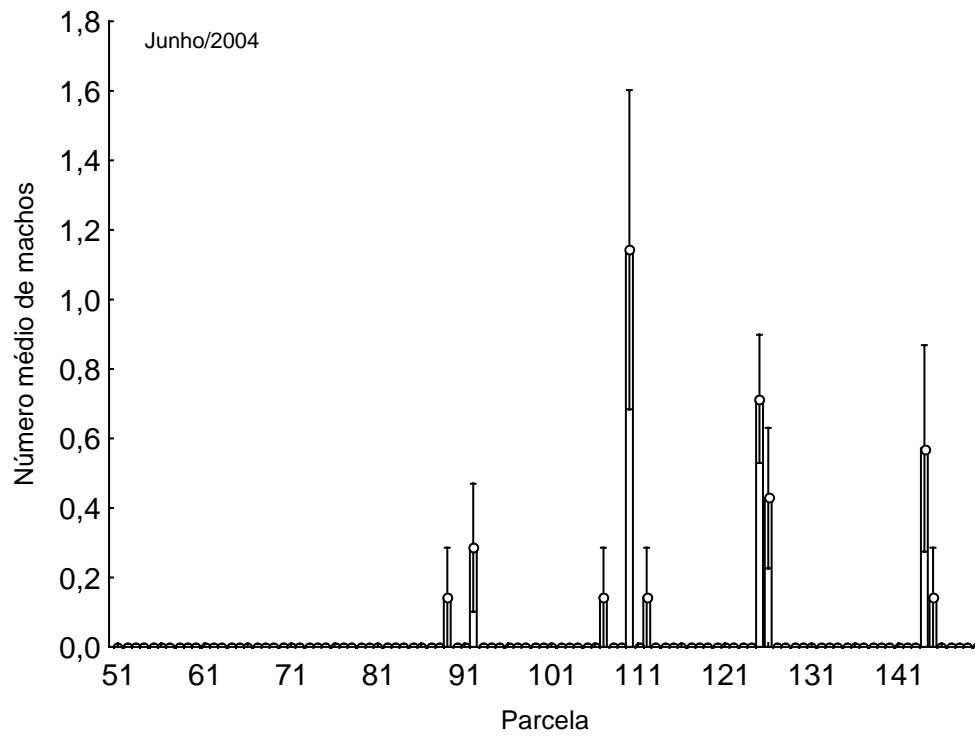


Figura 2.4. Comparação entre um mês com alto número de territórios ocupados (A) e um mês com baixo número de territórios ocupados (B) na área 2. Barras representam erro padrão.

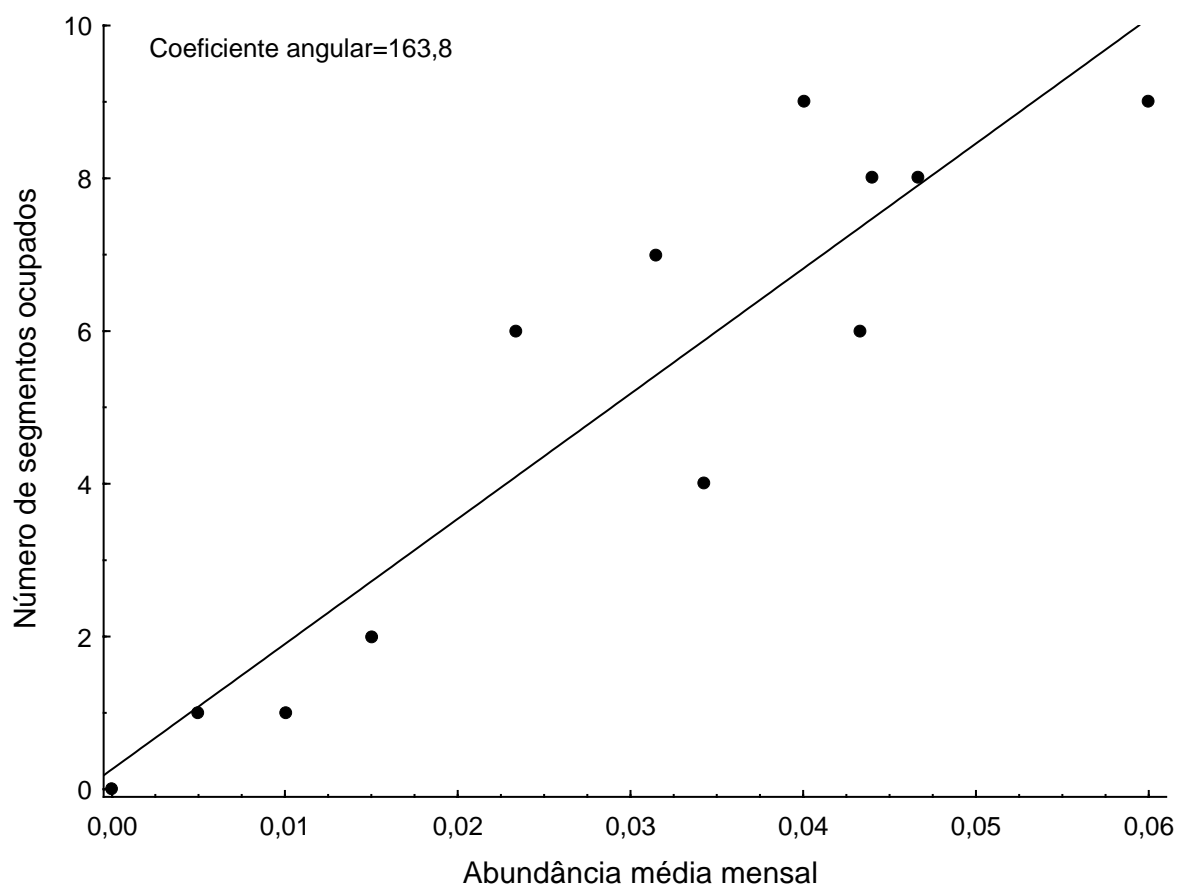


Figura 2.5. Relação entre o número total de parcelas ocupadas pelos machos e sua variação de abundância mensal (machos por parcela) entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área 1.

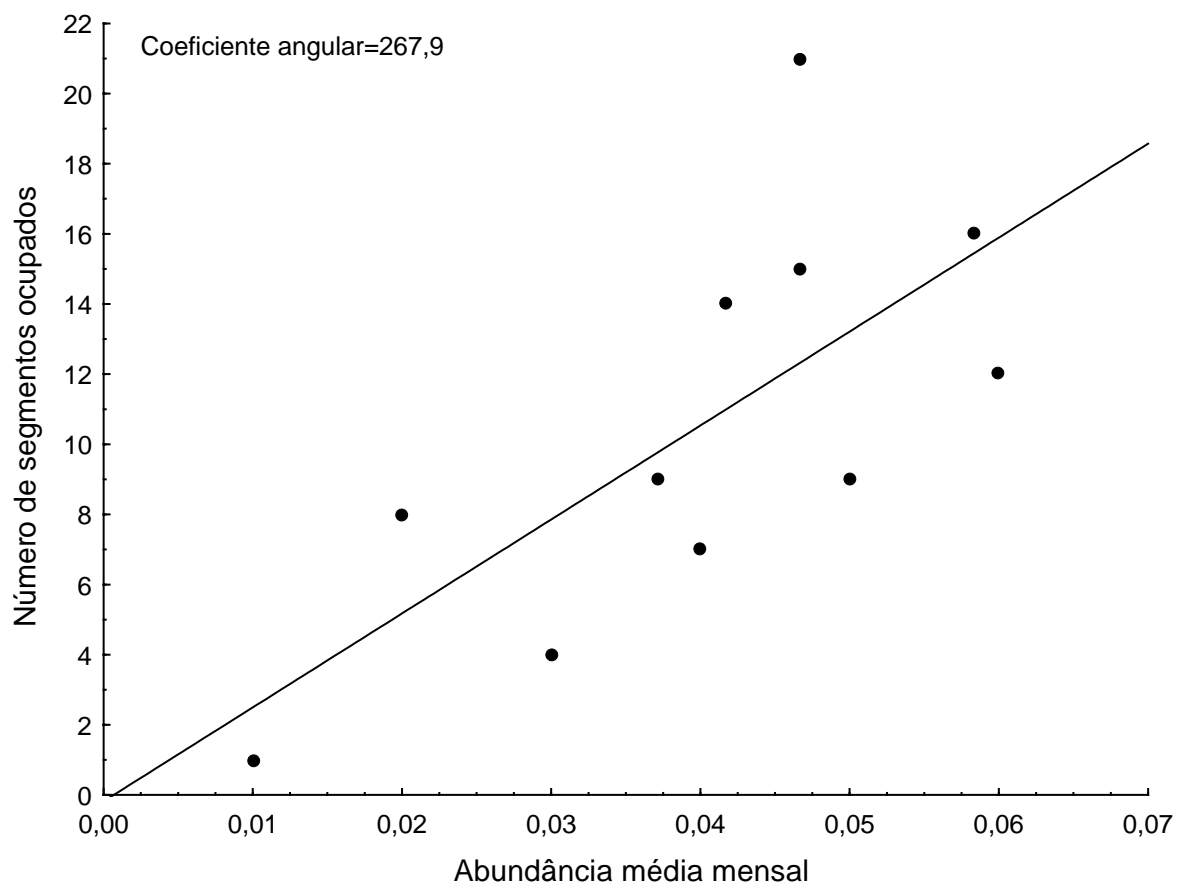


Figura 2.6. Relação entre o número total de parcelas ocupadas pelos machos e sua variação de abundância mensal (machos por parcela) entre novembro de 2003 e setembro de 2004 na área 2.

Se os machos mantêm o comportamento territorial quando há um aumento da sua densidade, então o número médio de indivíduos dentro de cada território não deve variar em relação à abundância de machos. Para esta análise selecionei as duas parcelas com as maiores densidades anuais de machos em cada área, somadas com as duas parcelas adjacentes (totalizando quatro pontos com nove metros de extensão). Na área 1, a parcela com a segunda maior densidade de *P. phronius* coincidiu com a parcela adjacente a área de maior abundância. Portanto, para o segundo ponto desta área, utilizei a parcela com a terceira maior concentração de machos.

Considereei como variável resposta o número médio de machos em cada mês nos trechos selecionados e variável explicativa a sua densidade mensal na área de estudo. Optei por agrupar as parcelas adjacentes aos pontos de maior densidade, pois não necessariamente uma parcela representa um território. As áreas defendidas pelos machos poderiam se localizar na interface de duas parcelas ou mesmo cobrir uma extensão maior que três metros. Nestas situações, os machos territoriais poderiam ser avistados em parcelas vizinhas entre as varreduras, mesmo estando defendendo o mesmo sítio.

Não houve relação entre a abundância mensal de machos e a sua densidade nos trechos selecionados, sugerindo que o número de indivíduos em cada território não varia em função da sua densidade total. No entanto, esta relação foi marginalmente significativa em dois destes pontos (Tabela 2.2). Curiosamente, mesmo que a abundância de machos não tenha variado em função da densidade, as parcelas analisadas apresentaram alta variação do número médio de insetos presentes em diferentes meses (Figuras 2.7 e 2.8).

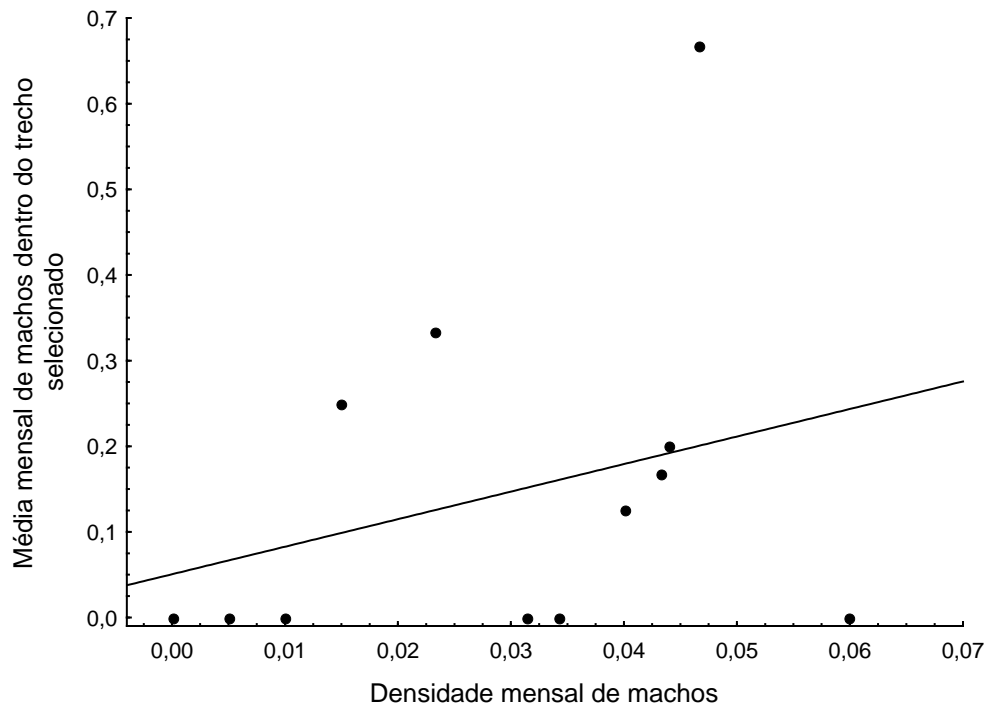


Tabela 2.2. Regressões lineares entre a abundância média de machos nos parcelas mais utilizadas em cada área e a média destes insetos por parcela em cada mês.

Área	Parcelas	F	gl	b	r <sup>2</sup>	p
1	27 a 29	4,83	9	3,64	0,326	0,053*
1	31 a 33	2,08	9	4,13	0,172	0,179
2	109 a 111	2,39	10	7,29	0,210	0,157
2	143 a 145	4,85	10	4,78	0,350	0,055*

\* Marginalmente significativo

A)



B)

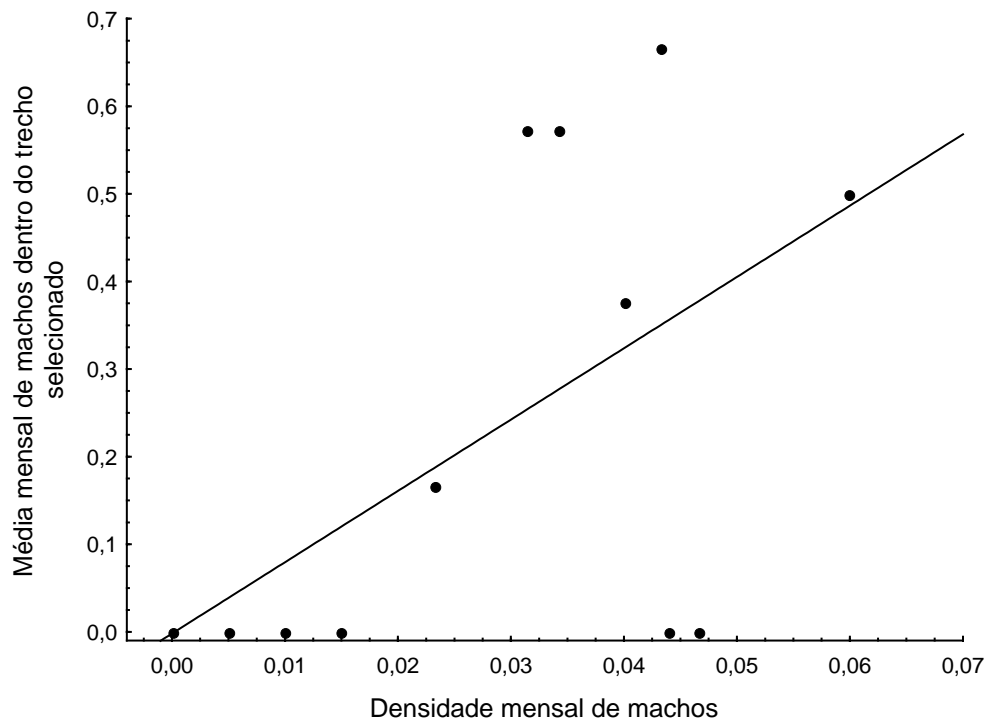
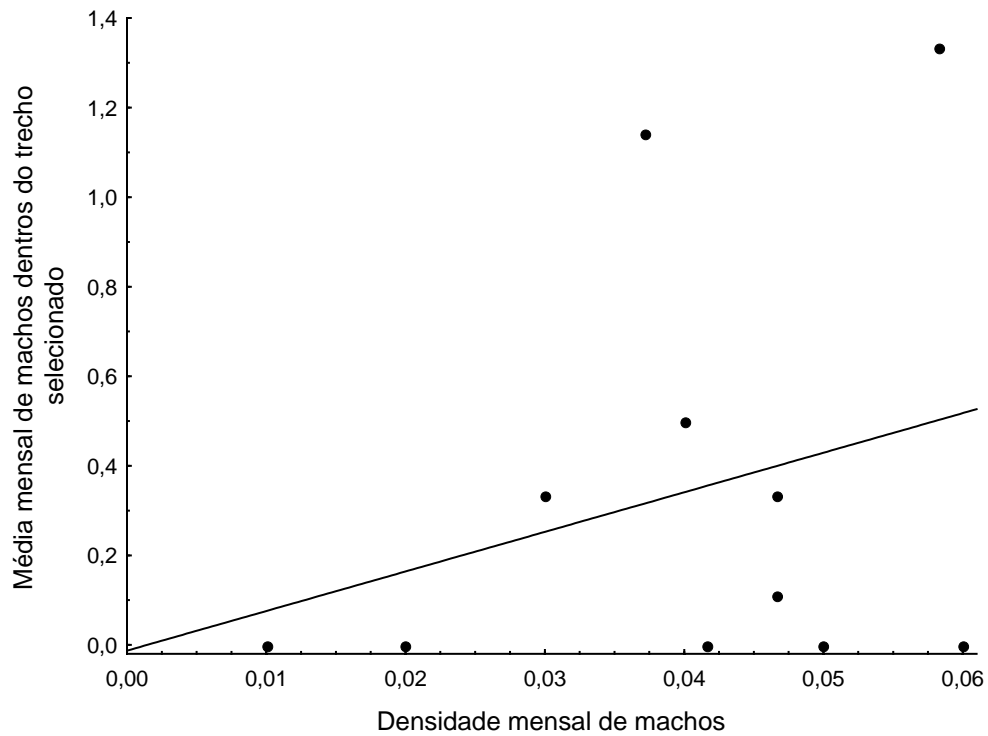


Figura 2.7. Regressões lineares entre a abundância média mensal de machos nos pontos 27 a 29 (A) e 31 a 33 (B) na área 1 em relação a densidade mensal de indivíduos (machos por parcela).

A)



B)

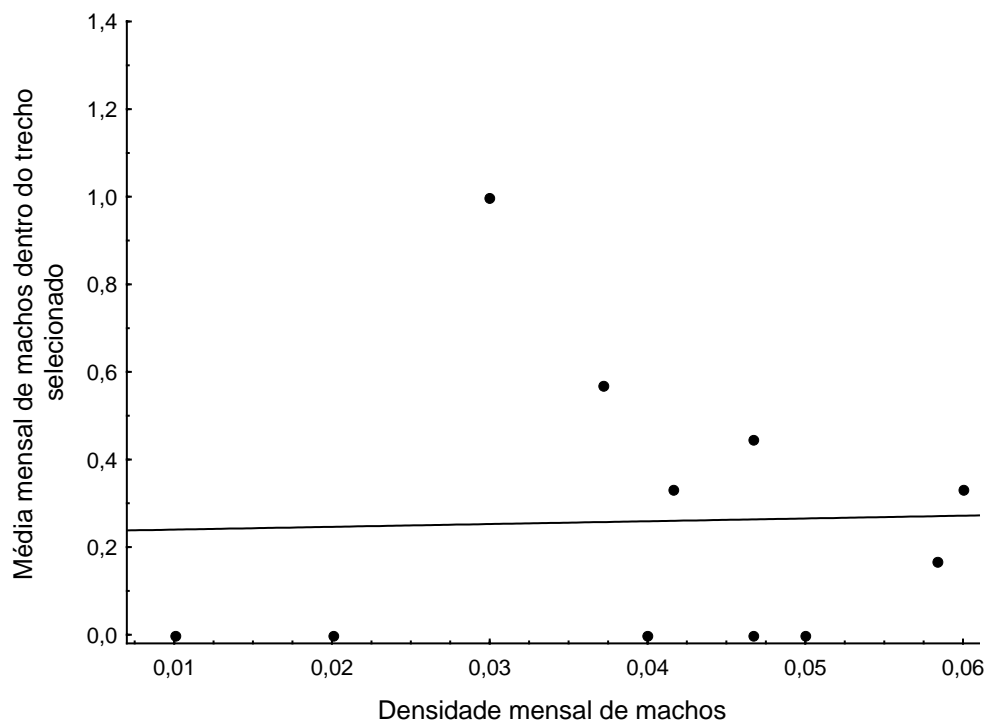


Figura 2.8. Regressões lineares entre a abundância média mensal de machos nos pontos 109 a 111 (A) e 143 a 145 (B) na área 2 em relação a densidade mensal de indivíduos (machos por parcela).

### **Efeito de frutas sobre a escolha dos territórios**

As áreas escolhidas para testar a influência de frutas sobre a atração de machos territoriais não apresentaram nenhum indivíduo nos três dias que precederam a colocação das iscas. Após este período, três machos defenderam territórios na primeira área, com um deles defendendo o mesmo local nos dois últimos dias de varredura. Porém, esta diferença na presença de machos não foi significativa (teste exato de Fisher,  $n=60$ ,  $p=0,119$ ). Na área totalmente ensolarada (segunda área) o resultado foi semelhante (teste exato de Fisher,  $n=60$ ,  $p=0,246$ ). Neste local, os dois machos territoriais se estabeleceram em parcelas com iscas, mas permaneceram próximos de uma sombra causada por um arbusto de aproximadamente 1 metro de altura, sugerindo que grandes áreas iluminadas não são ideais para o estabelecimento dos machos.

O número de machos territoriais no experimento com o estímulo prolongado das iscas foi idêntico ao do experimento na área com presença de árvores em ambos os lados (teste exato de Fisher,  $n=60$ ,  $p=0,119$ ). Isto indica que a atração das iscas não varia muito dentro de poucos dias. Entretanto, os machos se estabeleceram em pontos diferentes daqueles utilizados pelos machos no primeiro experimento. Em todas as observações os machos estavam exibindo comportamentos típicos de defesa, como vôos de perseguição a outras espécies de borboletas e vôos de patrulha dentro da área do território.

Se utilizarmos a soma dos segmentos de cada área como uma amostra antes e depois da colocação das iscas, há um aumento médio de 2,67 machos dentro em uma extensão de 90 metros quando as iscas estavam presentes (teste t pareado,  $t=8$ ,  $gl=2$ ,  $p=0,015$ ). Dado o baixo número de amostras e conseqüentemente o pequeno poder do teste, este resultado sugere que as iscas podem exercer um forte efeito sobre atratividade de machos territoriais.

## Discussão

Devido à defesa territorial, espera-se que em períodos de maior densidade, os machos expulsos dos melhores sítios colonizem novas áreas, possivelmente territórios de menor qualidade. Por outro lado, os custos da defesa podem superar os ganhos no número de cópulas. Nestas situações os machos podem utilizar outras táticas de acasalamento (Alcock & O'Neill 1986). O resultado marginalmente significativo das regressões entre o número de machos dentro das parcelas e a sua densidade média em duas das quatro amostras pode indicar que os machos aumentam em abundância dentro dos trechos selecionados como resultado do abandono da territorialidade ou redução do perímetro do sítio de defesa.

Alternativamente, o procedimento de soma da abundância de machos em três parcelas consecutivas pode ter abrangido mais de um local adequado para o estabelecimento destes insetos. Portanto, é possível que um território tenha permanecido com uma abundância fixa, mas as áreas vizinhas tenham sido ocupadas por outros machos em diferentes períodos. Em algumas espécies de libélula, machos menos competitivos se estabelecem próximos aos machos territoriais como uma forma de interceptar fêmeas (Forsyth & Montgomerie 1987; Watanabe 1990). Talvez exista um aumento de machos satélites em torno dos machos territoriais de *P. phronius* nos meses de maior densidade (Beehler & Foster 1988).

Entretanto, assumindo que a densidade de indivíduos não explica alterações do número de machos dentro das parcelas, quais fatores poderiam controlar a variação de abundância observada entre os meses? Na borboleta *Maniola jurtina*, a distribuição dos machos é afetada tanto pela distribuição de plantas com flores quanto pela distribuição de fêmeas emergentes (Brakefield 1982a). Nesta situação, alguns pontos poderão ser mais atrativos nos períodos de floração. Talvez a diferença de abundância de *P. phronius* dentro das parcelas entre os meses seja resultado de variações sazonais nas características dos territórios e conseqüentemente na sua atratividade.

Outra possibilidade seria a de que os machos alteram sua localização em função de variações na distribuição de fêmeas. Na libélula *Perithemis tenera*, os machos aparentemente conseguem estimar a qualidade de um território com base na taxa de encontro com fêmeas (Switzer 1997). Entretanto, os avistamentos de fêmeas de *P. phronius* foram raros, assim como ocorre em várias espécies de insetos territoriais (Alcock 1981; Wickman & Wiklund 1983; Freitas et al. 1997; Hernández & Benson 1998; Ide 2004), indicando que os sítios de encontro têm uma baixa taxa de visitação. Por esta razão, é improvável que machos utilizem o número de fêmeas como um índice da qualidade de cada local, pois deveriam despende um tempo muito grande em um mesmo território para obter alguma estimativa.

Aparentemente a mancha de sol é o requisito principal para o estabelecimento de um território. Porém, existiram algumas parcelas que apresentavam estas manchas, mas que nunca foram ocupadas por machos. Em algumas espécies de libélulas do gênero *Calopteryx*, a localização dos territórios depende tanto da velocidade da correnteza quanto da presença de vegetação adequada para oviposição das fêmeas (Alcock 1987; Gibbons & Pain 1992). Na borboleta *Hypolimnas bolina* os machos ocupam áreas iluminadas, entretanto, a localização dos territórios nestas áreas depende da largura de corredores de mata que presumivelmente aumentam a capacidade de detecção de parceiras sexuais (Kemp & Rutowski 2001). É possível que a localização dos territórios em *P. phronius* também seja dependente da interação de mais de um fator que deva estar associado com as manchas de sol para o estabelecimento preferencial dos machos.

Os resultados dos experimentos com frutas fermentadas sugerem que machos não utilizam recursos alimentares como pistas ambientais para escolha de seus territórios. No entanto, é possível que o delineamento amostral não tenha sido adequado para este teste. Em ambos os experimentos, os machos foram observados em parcelas com manchas de sol. Assim, é possível que somente as iscas colocadas sobre as áreas iluminadas tenham sido atrativos efetivos para o seu estabelecimento. Este resultado é reforçado pela diferença na localização dos machos entre os experimentos com e

sem reposição de iscas, já que algumas delas que estavam sob manchas de sol no primeiro experimento foram colocadas sob áreas sombreadas no último. É importante salientar que, mesmo na ausência de significância do teste, as iscas atraíram alguns machos para uma área em que não estavam presentes previamente e que este resultado foi reincidente nos experimentos realizados em períodos distintos. Portanto, é possível que estes insetos escolham territórios com presença de frutas, mas elas devam estar associadas a outros fatores como presença de folhagem ou manchas de sol para que a área se torne adequada para a defesa. Novos experimentos com controles para a localização das iscas e para variações temporais na disponibilidade de machos podem esclarecer melhor este fenômeno.

É possível que as manchas de sol atuem apenas como pontos de encontro entre os sexos, onde os machos se estabeleçam a espera de fêmeas para acasalamento (Parker 1978). Sinalizadores ambientais sem outra função específica sobre a dinâmica dos insetos já foram reportados para várias ordens, entre elas, Diptera (Sveinsson & Petersson 1992), Odonata (Alcock 1982; Alcock 1987), Hymenoptera (Alcock 1981) e Lepidoptera (Knapton 1985; Alcock 1994). Porém, em outras espécies os marcadores ambientais possuem funções adicionais. Machos da borboleta *Coenonympha pamphilus* defendem locais onde presumivelmente existe maior proteção contra o vento (Wickman 1985a). Em *Pararge aegeria* os machos defendem territórios de acasalamento em pequenas manchas de sol no sub-bosque e as fêmeas virgens são especialmente atraídas para estes locais (Wickman & Wiklund 1983; Stutt & Willmer 1998). Contudo, estas áreas também são utilizadas para termoregulação (Van Dyck 1997; Stutt & Willmer 1998). Baixas temperaturas não devem restringir a atividade de organismos tropicais como *P. phronius*, no entanto, as sombras próximas às manchas de sol podem ser utilizadas para evitar aquecimento excessivo ou perda de água em períodos mais quentes.

Frutas em decomposição e manchas de sol podem ser bons indicadores da qualidade do território por serem áreas onde as fêmeas transitam com maior frequência (Brakefield 1982a;

Bradbury et al. 1986). Apesar da defesa de recursos alimentares não ser um fenômeno freqüente em borboletas (Fischer & Fiedler 2001), a presença de frutas em decomposição pode atrair fêmeas que estejam forrageando e os machos podem forçar cópulas antes que elas se alimentem. Por outro lado, frutas e manchas de sol podem ser usadas apenas como pistas que orientem fêmeas receptivas para estes sítios (Alcock 1994).

Uma ultima possibilidade seria a exibição de três táticas diferentes para aquisição de parceiras sexuais. Alguns machos poderiam defender locais com manchas de sol sem a presença de frutas que funcionariam como pontos de encontro com fêmeas sexualmente receptivas (Knapton 1985). Outros machos podem se estabelecer próximos a locais com frutas em decomposição na tentativa de copular com fêmeas que cheguem para se alimentar (Fischer & Fiedler 2001). Finalmente, podem existir indivíduos que não conseguem se estabelecer em nenhum território e permanecem como machos vagantes à procura de fêmeas ou de sítios de acasalamento sem a presença de machos residentes (Alcock & O'Neill 1986). Nesta situação, eles deveriam estabelecer residência assim que encontrassem territórios vagos.



## Literatura Citada

- Alcock,J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**, 309-317.
- Alcock,J. 1982. Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour* **30**, 99-107.
- Alcock,J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 2475-2482.
- Alcock,J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology* **97**, 103-118.
- Alcock,J. & Gwynne,D. 1988. The mating system of *Vanessa kershawi*: males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera* **26**, 116-124.
- Alcock,J. & O'Neill,K.M. 1986. Density-dependent mating tactics in the gray hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Zool. , Lond (A)* **209**, 105-113.
- Beehler,B.M. & Foster,M.S. 1988. Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist* **131**, 203-219.
- Bergman,K. 1999. Habitat utilization by *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) larvae and ovipositing females: implications for conservation. *Biological Conservation* **88**, 69-74.
- Bradbury,J., Gibson,R. & Tsai,I.M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour* **34**, 1694-1709.

- Brakefield,P.M. 1982a. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult behaviour, microdistribution and dispersal. *Journal of Animal Ecology* **51**, 713-726.
- Brakefield,P.M. 1982b. Ecological studies on the butterfly *Maniola jurtina* in Britain. II. Population dynamics: the present position. *Journal of Animal Ecology* **51**, 727-738.
- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970a. Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 880-885.
- Brussard,P.F. & Ehrlich,P.R. 1970b. The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* **51**, 119-129.
- Carranza,J. 1995. Female attraction by males versus sites in territorial rutting deer. *Animal Behaviour* **50**, 445-453.
- Conrad,K.F. & Herman,T.B. 1990. Seasonal dynamics, movements and the effects of experimentally increased female densities on a population of imaginal *Calopteryx aequabilis* (Odonata: Calopterygidae). *Ecological Entomology* **15**, 119-129.
- Convey,P. 1988. Competition for perches between larval damselflies: the influence of perche use on feeding efficiency, growth rate and predator avoidance. *Freshwater Biology* **19**, 15-28.
- Dennis,R.L.H., Shreeve,T.G. & Sparks,T.H. 1998. The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands. *Biodiversity and Conservation* **7**, 765-776.

- Dreisig, H. 1995. Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). *Oecologia* **101**, 169-176.
- Fischer, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour* **61**, 723-732.
- Forsyth, A. & Montgomerie, R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 73-81.
- Freitas, A.V.L., Benson, W.W., Marini-Filho, O.J. & Carvalho, R.M. 1997. Territoriality by the dawn's early light: the neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **34**, 14-20.
- Galetti, M. 1993. Diet of the scaly-headed (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* **25**, 419-425.
- Gibbons, D.W. & Pain, D. 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *Journal of Animal Ecology* **61**, 283-289.
- Gothard, K., Nylin, S. & Wiklund, C. 1999. Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 424-429.
- Goulson, D. 1993. The evolutionary significance of bimodal emergence in the butterfly, *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **49**, 127-139.

- Hernández,M.I.M. & Benson,W.W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour* **56**, 533-540.
- Ide,J. 2004. Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research* **19**, 189-196.
- Ide,J. & Kondoh,M. 2000. Male-female evolutionary game on mate-locating behaviour and evolution of mating systems in insects. *Ecology Letters* **3**, 433-440.
- Kemp,D.J. 2003. Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 7-13.
- Kemp,D.J. & Rutowski,R.L. 2001. Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Natural History* **35**, 1399-1411.
- Knapton,R.W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus artic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 389-395.
- Meek,S.B. & Herman,T.B. 1990. A comparison of the reproductive behaviours of three *Calopteryx* species (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology* **68**, 10-16.
- Nylin,S., Wiklund,C. & Wickman,P.O. 1993. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. *Ecology* **74**, 1414-1427.
- Parker,G.A. 1978. Evolution of competitive mating searching. *Annual Review of Entomology* **23**, 173-196.
- Parker,G.A. & Sutherland,W.J. 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour* **34**, 1222-1242.

- Rutowski,R.L. 1984. Sexual selection and the evolution of butterfly mating behavior. *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**, 125-142.
- Rutowski,R.L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**, 1121-1139.
- Rutowski,R.L., Demlong,M.J. & Leffingwell,T. 1994. Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa*, Nymphalidae). *Animal Behaviour* **48**, 833-841.
- Snedecor,G.W. & Cochran,W.G. 1980. *Statistical Methods*. 7th edn. Ames, Iowa: Iowa State University Press.
- Stutt,A.D. & Willmer,P. 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* **55**, 1341-1347.
- Svesson,Bo.G. & Petersson,E. 1992. Why insects swarm: testing the models for lek mating systems on swarming *Empis borealis* females. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**, 253-261.
- Switzer,P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**, 533-555.
- Switzer,P.V. 1997. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour* **53**, 865-877.
- Thacker,R.W., Becerro,M.A., Lumbang,W.A. & Paul,V.J. 1998. Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology* **79**, 1740-1750.
- Van Dyck,H. 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour* **53**, 39-51.

- Watanabe,M. 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Journal of Ethology* **8**, 129-137.
- Wickman,P.O. 1985a. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* **33**, 1162-1168.
- Wickman,P.O. 1985b. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**, 233-238.
- Wickman,P.O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L) (Lepidoptera: Satyridae) and their behavior in relation to male territories before and after copulation. *Animal Behaviour* **34**, 153-157.
- Wickman,P.O. 1992. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour* **44**.
- Wickman,P.O., Garcia Baroos,E. & Rappegeorge,C. 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* - evidence agaisnt the hot-spot model. *Behavioral Ecology* **6**, 39-45.
- Wickman,P.O. & Rutowski,R.L. 1999. The evolution of mating dispersion in insects. *Oikos* **84**, 463-472.
- Wickman,P.O. & Wiklund,C. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* **31**, 1206-1216.

## Capítulo 3

### **Disputas territoriais entre machos de *Paryphthimoides phronius* (Lepidoptera: Satyrinae)**

A defesa de territórios de acasalamento é um fenômeno comum em insetos e em muitas espécies, os machos competem ativamente pela posse destes sítios (Alcock 1981; Rosemberg & Enquish 1991; Gibbons & Pain 1992; Alcock 1994; Kemp 2003; Ide 2004). No entanto, as formas pelas quais os rivais julgam qual indivíduo deverá permanecer no local são bem variáveis como emissões de som, agressões físicas, exibições comportamentais, persistência ou avaliações mútuas de determinadas características (Alcock 1981; Wickman 1985; Forsyth & Montgomerie 1987; Rosemberg & Enquish 1991; Hack 1997; Emlen 1997; Forslund 2000; Fitzstephens & Getty 2000; Kemp 2001).

Para melhor compreender estas disputas, uma série de modelos foram elaborados buscando identificar possíveis regras envolvidas na obtenção de vitória, na estrutura da disputas e nas características fenotípicas relevantes para o encerramento destas interações (Maynard Smith & Parker 1976; Parker & Rubenstein 1981; Hammerstein & Parker 1982; Enquist & Leimar 1987). Uma característica comum a estes modelos é o uso de dois parâmetros principais: 1) o RHP (resource holding potential) que expressa a capacidade competitiva de cada rival (capacidade de impor custos no oponente ou reduzir o próprio acúmulo de custos) e 2) o RV que expressa o valor do território disputado para cada participante. Em geral, espera-se que indivíduos com maior capacidade competitiva (RHP) vençam a maioria das interações. O RV, por sua vez, pode afetar a

motivação para uma disputa e em algumas situações, indivíduos com RV muito alto podem vencer, mesmo que o seu RHP seja menor que o do oponente (Hernández & Benson 1998).

Algumas disputas entre insetos aparentemente são guerras de atritos (Maynard Smith & Parker 1976; Bishop & Cannings 1978; Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994; Marden & Cobb 2004). Uma das principais premissas deste modelo é a de que os indivíduos apresentam uma disponibilidade de permanência na disputa (RHP) que é estabelecida antes do início da interação. O vencedor seria aquele que persiste por mais tempo.

Alternativamente, brigas em outras espécies parecem ser melhor explicadas pela avaliação sequencial de informação (Leimar & Enquist 1984; Enquist & Leimar 1987; Enquist et al. 1990; Payne & Pagel 1997). De acordo com este modelo, os participantes estimam o RHP do oponente com base na média de informação obtida com a exibição de determinados comportamentos. Um indivíduo deve abandonar a interação quando a estimativa do RHP do rival ultrapassar a estimativa da própria capacidade competitiva. Esta aquisição de informação pode apresentar erros e assim, quando os rivais possuírem capacidades competitivas semelhantes será necessário mais tempo em uma interação para definir qual deles possui maior RHP.

Identificar as características dos insetos associadas com a capacidade de vitória e esclarecer como os custos são impostos durante um combate permite estabelecer diferenças de RHP e RV entre os indivíduos, facilitando o entendimento das disputas e a adequação dos modelos. Em algumas espécies, indivíduos maiores vencem a maioria das interações (Wickman 1985; Rosemberg & Enquish 1991; Emlen 1997; Forslund 2000). A hipótese é de que o tamanho atue diretamente em situações que envolvam força física ou contato entre os rivais. Por outro lado, é possível que indivíduos com maior quantidade de energia permaneçam na disputa por mais tempo e vençam (Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994). Talvez o excesso de reserva energética reflita no aumento de peso. Secundariamente, fatores adicionais como a idade (Plaistow 1997), valor do território (Hernández & Benson 1998; Switzer 2002) ou mesmo quantidade de parasitas (Marden &



Cobb 2004) podem influenciar os resultados das disputas. Em especial, indivíduos mais jovens ou com menor carga parasitária podem ter mais saúde e vigor.

Um outro aspecto das disputas entre machos se refere à avaliação mútua de RHP que permite o encerramento das disputas sem gastos excessivos ou danos sérios. Isto levanta a questão de como as características que indiquem uma melhor capacidade de vitória evoluíram e como elas devem estar sendo utilizadas durante um confronto. Uma premissa fundamental é a de que esta sinalização seja feita de forma honesta, visto que caracteres que blefem qualidades que não existem não são evolutivamente estáveis (Maynard Smith & Price 1973; Maynard Smith 1974).

Por exemplo, machos da libélula *Calopteryx maculata* avaliam o espectro de reflectância luminosa do tórax do rival (causada pela proximidade das lamelas da cutícula torácica). Esta característica estaria relacionada com variações ontogenéticas que ocorrem em resposta ao grau de nutrição dos machos e indicaria a capacidade de luta. Portanto, seria um tipo honesto de sinalização (Fitzstephens & Getty 2000). Machos do grilo *Acheta domesticus*, parecem avaliar o RHP do oponente baseados no tamanho (machos maiores apresentaram maior probabilidade de vitória) e na quantidade e frequência de exibição de determinados comportamentos. Estes comportamentos aparentemente indicam qual macho apresenta maior quantidade de energia disponível para as disputas (Hack 1997). Como o gasto energético aumenta com a frequência e intensidade de sinalização, a possibilidade de blefe é baixa.

A borboleta *Paryphthimoides phronius* é comumente observada em bordas de mata onde os machos começam a exibir comportamentos de defesa territorial entre 1100 h e 1800 h. Os territórios são estabelecidos em manchas de sol próximas as árvores da borda da mata. Os machos territoriais normalmente permanecem pousados sobre folhíço ou sobre plantas a até 50 centímetros acima do chão. Eles tipicamente realizam vôos curtos em direção a borboletas que passem voando sobre a área defendida (mesmo borboletas de outras espécies de tamanho bem superior), voltando rapidamente para seu poleiro ou local próximo. Quando o território é invadido por outro macho de

*P. phronius*, os dois rivais podem realizar perseguições em círculo ou espiral até o abandono da área por um deles. Algumas perseguições podem se prolongar, abrangendo áreas bem superiores ao perímetro do território, mas terminando com um indivíduo voltando para a área defendida (às vezes os dois voltam, iniciando uma nova interação). Estas perseguições podem ser interrompidas por períodos de pouso, nos quais ambos os machos permanecem próximos, orientados em sentidos opostos, abrindo e fechando as asas em intervalos regulares de tempo, até o início de uma nova sequência de perseguições.

Neste trabalho analiso as interações agonísticas entre machos da borboleta *P. phronius* estabelecendo uma relação entre o comprimento de asa, peso e idade com o RHP destes insetos. Também avalio variações de peso e fidelidade aos territórios em relação à idade e a estação do ano. Larvas melhor nutridas devem originar adultos maiores, mais pesados e conseqüentemente com asas mais compridas. Adicionalmente, é possível que existam variações de peso causadas pela senescência. Se estas correlações forem altas, é possível que cada característica possa ser usada com igual confiabilidade para prever o resultado das disputas. No entanto, correlações mais fracas podem implicar em resultados diferentes para cada característica analisada. Assim, para evitar eventuais confusões no estabelecimento das relações entre probabilidade de vitória e as características dos indivíduos, também analiso as relações entre peso, comprimento alar e idade.

## Metodologia

### Área de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP (22° 49'45" S e 47° 06'33" W, 600 m de altitude). Esta reserva é um fragmento de floresta perturbada com cerca de 250 ha. A vegetação dominante é floresta semidecídua, florísticamente típica de matas semidecíduas do planalto paulista. O clima da região é sazonal, com uma estação seca de maio a agosto, e uma estação úmida de novembro a fevereiro. A pluviosidade média anual é de cerca de 1500 mm e a temperatura média anual cerca de 20°C (Galetti 1993). A fragmentação da floresta ocorreu nos anos 50 e a área está cercada por plantações de milho e soja, e mais recentemente por habitações humanas (Galetti 1993).

O local de estudo se encontra na borda da mata ao longo da estrada de terra que delimita a reserva. Nesta região foram escolhidas duas áreas de acordo com diferenças na vegetação e no grau de intervenção humana. As duas áreas foram divididas em parcelas consecutivas lineares de três metros de comprimento cada e uma largura igual à faixa de vegetação rasteira na borda da mata. A área 1 com cerca de 150 metros (parcelas 1 a 50) situa-se próxima a residências vizinhas a reserva com a outra margem da estrada adjacente a borda da mata. Aqui o lado externo sofre intensa intervenção humana como tráfego de carros, pessoas e animais domésticos. Esta borda apresenta gramíneas que são freqüentemente cortadas durante o ano, além de poucas árvores espaçadas ao longo da área. A área 2, com 300 metros de extensão, começa a aproximadamente 20 m da área 1. Esta área foi dividida em duas sub-áreas com 225 m (parcelas 51 a 124) e 75 m (parcelas 125 a 150) de comprimento respectivamente. Uma das margens é delimitada pela floresta, enquanto a outra apresenta uma faixa de árvores com largura variando entre 3 e 5 metros, sendo cercada mais externamente por uma plantação de milho. Intervenções antrópicas são raras, exceto pela passagem de carros pertencentes a segurança da reserva e de alguns animais domésticos de pequeno porte.

## **Estimativas de densidade**

As estimativas da abundância de *P. phronius* foram feitas através do método de varredura com áreas fixas entre agosto de 2003 e julho de 2004 na área 1 e entre outubro de 2003 e setembro de 2004 na área 2. Este método consistia em percorrer as áreas, contando o número de indivíduos avistados em cada parcela. Evitei permanecer em uma mesma parcela por mais de um minuto para reduzir o risco de contar repetidas vezes indivíduos se deslocando no mesmo sentido da caminhada. As varreduras foram realizadas entre 1100 h e 1400 h, no mínimo três vezes por mês (com exceção de janeiro de 2004 quando foram feitas apenas 2 varreduras).

## **Marcação e reavistamento**

Borboletas adultas presentes na área de estudo foram capturadas com o auxílio de uma rede entomológica e marcadas para permitir o reconhecimento individual sem a necessidade de recaptura. Usando uma caneta de retroprojeto preta, eu escrevia uma combinação de letras na região ventral das asas anteriores. Durante a marcação, anotava a parcela na qual o indivíduo se encontrava, seu sexo, peso corporal, comprimento da asa anterior e realizava uma estimativa de desgaste da mesma (utilizada como uma medida de longevidade).

As medidas de peso foram obtidas no campo com auxílio de uma balança semianalítica (protegida contra o vento) com precisão de 1 mg. Com auxílio de uma régua (precisão de 0,5 mm), o comprimento das asas foi medido como a distância entre seu ponto de inserção no tórax até o ápice. As estimativas de desgaste foram utilizadas como indicadores da idade do inseto. Indivíduos possuindo asas moles, com excesso de escamas (aspecto de veludo) e sem danos foram classificados como novos; aqueles com redução visível da quantidade de escamas e com danos ausentes ou pequenos foram classificados como idade intermediária, e indivíduos com asas duras, faltando muitas escamas e danos mais intensos foram classificados como velhos. Sempre que um indivíduo marcado era reavistado nos dias seguintes, eu anotava a parcela em que ele se encontrava.

Indivíduos maiores devem apresentar maior peso corporal e maior comprimento de asas. Se estas características estão relacionadas com a capacidade competitiva, espero que indivíduos presentes nos melhores sítios apresentem maior peso e comprimento alar devido a maior competição por estes pontos. As medidas destas características foram correlacionadas entre si e com a abundância média de machos em cada parcela através de regressão linear (Snedecor & Cochran 1980). As medidas de desgaste foram correlacionadas com o peso corporal utilizando análise de variância (Snedecor & Cochran 1980).

### **Variação de peso e medidas de longevidade**

A partir dos dados de marcação e reavistamento, usei o número de dias entre a primeira e a última observação de cada macho como uma estimativa da sua longevidade. O número de reavistamentos e as medidas de longevidade foram relacionados com o desgaste alar através do teste de Kurskall-Wallis (Snedecor & Cochran 1980). A expectativa é de que indivíduos mais velhos (com asas mais desgastadas) apresentem menor longevidade por este método, além de um menor número de reavistamentos por apresentarem menor expectativa de vida.

É possível que indivíduos jovens percorram maiores distâncias procurando territórios. Alternativamente, machos mais velhos podem apresentar menor capacidade competitiva e serem expulsos de seus territórios, podendo adotar uma estratégia de patrulha a procura de fêmeas. Machos que percorreram uma distância de até 9 metros (três parcelas consecutivas) entre os reavistamentos, (independentemente do número de dias entre a primeira e a última observação) foram considerados como residentes e machos que percorreram uma distância superior, como vagantes. Optei por utilizar esta classificação, pois as distâncias percorridas pelos machos foram muito variáveis e os resíduos da regressão múltipla entre a distância deslocada entre os reavistamentos e as características fenotípicas não apresentam normalidade. Se as características medidas nos machos estão associadas com a sua capacidade de manter um território ou residência, espero que machos

residentes apresentem diferenças em relação aos vagantes. Esta hipótese foi analisada por regressão logística (Hosmer & Lemeshow 1989) tendo como variável resposta o papel do macho (residente ou vidente) e variáveis explicativas peso, comprimento da asa e desgaste.

Para verificar se o peso varia com o envelhecimento, pesagens adicionais foram realizadas em indivíduos recapturados por, no mínimo, mais uma vez. A mudança de peso de cada indivíduo entre a primeira e a última pesagem foi analisada utilizando teste t pareado (Snedecor & Cochran 1980).

### **Orçamento temporal**

Para descrever o padrão comportamental de machos de *P. phronius* durante o período de defesa territorial e observar possíveis variações neste padrão em relação à sua abundância, realizei observações em machos escolhidos aleatoriamente e observados por um período de aproximadamente 30 minutos entre agosto de 2003 e março de 2004. Com auxílio de um rádio-gravador portátil, medi a quantidade de tempo gasta em cada comportamento. A expectativa é de que o tempo gasto em comportamentos de defesa aumente com a densidade de machos como resultado do maior número de indivíduos disputando os sítios de acasalamento. No entanto, em períodos de densidade muito elevada, a manutenção dos territórios pode se tornar excessivamente custosa, podendo resultar no abandono da defesa pelos machos. Os comportamentos dos machos foram classificados nas seguintes categorias:

**Pouso:** indivíduo pousado dentro do perímetro do território sem exibir nenhum outro comportamento;

**Cópula:** macho segurando a fêmea com a genitália (final de seus abdomens em contato);

**Corte:** macho efetuando vôos incidentes sobre as fêmeas (normalmente pousada). Às vezes pousado próximo a ela batendo as asas rapidamente;

**Defesa de território:** macho defendendo uma área determinada contra a entrada de outros machos da mesma ou de espécies diferentes;

**“Display”:** este comportamento ocorreu quando, numa interação territorial, os vôos de defesa foram interrompidos por períodos de pouso, no qual ambos os machos permaneceram próximos abrindo e fechando as asas em intervalos espaçados de tempo;

**Patrulha territorial:** macho voando recorrentemente sob uma área determinada (perímetro do território), normalmente com vôos circulares;

**Vôo:** deslocamento simples, normalmente em linha reta, entre os locais de descanso e/ou defesa;

**Forrageio:** indivíduos pousados sobre flores, frutas ou animais em decomposição, com o aparelho bucal em contato com o substrato;

Muitas vezes, não foi possível observar um indivíduo por 30 minutos completos. A exclusão das observações com duração menor que 30 minutos, além de reduzir substancialmente o tamanho amostral, poderia viciar o padrão comportamental por excluir indivíduos naturalmente mais ativos (mais difíceis de observar por longos períodos). Para reduzir o efeito das diferenças no tempo de observação entre os machos, utilizei a proporção de tempo gasta em cada comportamento, incluindo os indivíduos que foram observados por um período menor que o estipulado inicialmente.

### **Tempo mínimo de observação**

Estes insetos são mais facilmente avistados quando se encontram em vôo. Portanto, pode existir uma tendência de começar as observações com indivíduos em movimento, superestimando o tempo gasto nesta atividade. Para avaliar esta possibilidade, a proporção de tempo gasta em cada comportamento foi dividida em intervalos de 5 minutos. Os valores obtidos nos diferentes intervalos foram comparados utilizando análise de variância com medidas repetidas. Existindo um viés, o comportamento deve deslocar para a medida verdadeira com o decorrer do tempo, se estabilizando

após um período mínimo. Caso seja confirmado este intervalo inicial de tempo de comportamento tendencioso, ele será excluído das análises de orçamento temporal.

### **Variação comportamental, qualidade das parcelas e estimativas de RHP**

A proporção de tempo gasta em comportamentos de defesa territorial em cada parcela foi correlacionada com o número médio de machos registrados nestas áreas durante o ano usando correlação de Spearman (Snedecor & Cochran 1980). A expectativa é de que o tempo gasto em defesa (defesa territorial e vôos de patrulha territorial) seja maior nas parcelas com mais indivíduos devido ao aumento de machos intrusos.

O peso e o comprimento da asa dos machos presentes nas parcelas foi correlacionado com a abundância média de machos utilizando análise de covariância (Snedecor & Cochran 1980). Utilizei como variável resposta cada característica física e como variáveis explicativas à abundância de machos na parcela e a área de estudo. Se a capacidade competitiva dos machos aumenta com o peso, espero que indivíduos mais pesados ocupem as parcelas com alta densidade. A maior densidade nestes pontos deve ser um indicativo de melhor qualidade e, portanto, deve haver maior número de machos disputando estes locais.

Existiram parcelas, possivelmente áreas com melhor qualidade, que foram recorrentemente utilizadas pelos machos durante o estudo. Enquanto outros pontos foram colonizados apenas nos períodos de alta densidade, provavelmente por machos vagantes ou mais fracos (capítulo 2). Assim, o número de meses em que pelo menos um macho estava defendendo território numa parcela pode ser um indicativo da sua qualidade (talvez seja uma estimativa mais eficiente da qualidade do território do que a quantidade média de machos). Nesta situação, espero que os machos presentes nos parcelas de maior qualidade despendam maior proporção de tempo em defesa territorial e apresentem maior peso e maior comprimento da asa. A relação entre a proporção de defesa e qualidade do território foi analisada utilizando correlação de Spearman (Snedecor & Cochran 1980).



As relações entre peso ou comprimento da asa e a qualidade da parcela em cada área foram testadas utilizando análise de covariância (Snedecor & Cochran 1980).

### **Disputas territoriais e experimentos de remoção**

Observações de disputas naturais entre machos previamente marcados e medidos foram analisadas visando esclarecer a importância de características fenotípicas nas interações territoriais. A hipótese é de que machos mais pesados e/ou com maior comprimento de asa são melhores em brigas e, portanto, tendem a vencer maior proporção das disputas e a obter territórios. Diferenças de peso e de comprimento das asas entre os machos vitoriosos e perdedores foram analisadas utilizando o teste t pareado (Snedecor & Cochran 1980). Diferenças no desgaste das asas entre os machos foram analisadas utilizando teste de qui-quadrado (Snedecor & Cochran 1980).

Além das observações das disputas territoriais, realizei experimentos de remoção de machos para comparar os tamanhos de residentes com o de substitutos até então sem territórios. Para estes experimentos, machos presentes nos territórios foram observados por alguns minutos para confirmar seu status como residente. Para esta confirmação, ele deveria estar exibindo comportamentos típicos de defesa como vôos de patrulha territorial, defesa contra outros machos de *P. phronius* ou vôos de investigação de borboletas de outras espécies, retornando para o poleiro original ou próximo dele. Retirei o macho considerado residente de seu território usando uma rede entomológica e também o macho substituto que ocupou esta área logo em seguida. Registrei o desgaste alar, peso e o comprimento da asa anterior de todos os indivíduos capturados. A probabilidade de um macho residente apresentar diferenças de peso ou comprimento de asa em relação ao macho intruso foi analisada através de regressão logística múltipla (Hosmer & Lemeshow 1989). Diferenças no desgaste das asas foram comparadas utilizando teste de qui-quadrado (Snedecor & Cochran 1980).

## Resultados

### Marcação e reavistamento

Foram marcados 55 machos de *P. phronius* na área 1, 161 na área 2 e mais 27 indivíduos em áreas adjacentes, totalizando 243 machos marcados em um ano de amostragem. Oitenta e cinco indivíduos (34,9%) foram reavistados pelo menos mais uma vez (Tabela 3.1). Duzentos e trinta e nove indivíduos tiveram seu comprimento de asa medido e 231 foram pesados, incluindo três indivíduos não marcados para cada característica. Um total de 241 machos tiveram sua idade estimada, sendo que dois não foram marcados. Das 16 fêmeas marcadas, nenhuma foi recapturada, gerando uma razão sexual de 0,066 fêmeas para cada macho.

Não foram realizadas marcações entre dezembro de 2003 e janeiro de 2004. A quantidade de capturas por mês em cada área foi muito baixa, impossibilitando a comparação dos locais. Somando todos os indivíduos amostrados, parece haver um padrão de redução do peso médio destas borboletas durante a primavera (Figura 3.1). Curiosamente, o comprimento da asa tende a aumentar no verão, sendo relativamente constante em outras épocas do ano (Figura 3.2).

As larvas de *P. phronius* levam de 1 a 2 meses para atingirem o estágio adulto (Peixoto e Benson, dados não publicados). Este padrão de peso pode ser resultado de variações na qualidade de gramíneas que são utilizadas como plantas hospedeiras que devem crescer a partir do início das chuvas em novembro e diminuir em qualidade na época seca, especialmente depois de março. Assim, os maiores adultos seriam esperados entre fevereiro e junho.

Utilizando apenas os meses com 10 ou mais borboletas amostradas, não houve diferenças significativas de peso entre os meses em machos com diferentes desgastes alares (ANOVA com dois fatores,  $F_{(12, 233)}=1,243$ ,  $p=0,242$ , Figura 3.3). Entretanto, os machos com desgaste alar alto

apresentaram asas menores que machos com desgaste baixo ou médio em fevereiro de 2004 (ANOVA com dois fatores,  $F_{(12, 237)}=1,243$ ,  $p=0,033$ , Figura 3.4).

De acordo com o período de desenvolvimento das larvas, os adultos com desgaste alar baixo e médio presentes em fevereiro devem ter sido larvas em dezembro e janeiro quando a disponibilidade de alimento aumenta devido à chegada do período chuvoso. Já os indivíduos com desgaste alar alto, devem ter sido larvas no final da estação seca, adultos com desgaste alar baixo ou médio entre novembro e dezembro e finalmente apresentarem desgaste alto entre janeiro e fevereiro. Como estes indivíduos com desgaste alto entre janeiro e fevereiro devem ter sido larvas na final da estação seca, eles devem ter dado origem a adultos menores devido a menor disponibilidade e qualidade de alimento neste período. Entretanto, os dados de reavistamentos (descritos abaixo) sugerem que o período de vida destes insetos é pequeno, sendo improvável que os machos sobrevivam por mais de dois meses.

Tabela 3.1. Número e porcentagem de machos de *P. phronius* reavistados em dias diferentes durante o período de julho de 2003 a outubro de 2004.

Número de reavistamentos	Número de indivíduos	Porcentagem do total de indivíduos
0	158	65
1	47	19
2	24	9,9
3	4	1,6
4	5	2,1
5	0	0
6	2	0,8
7	2	0,8
8	1	0,4

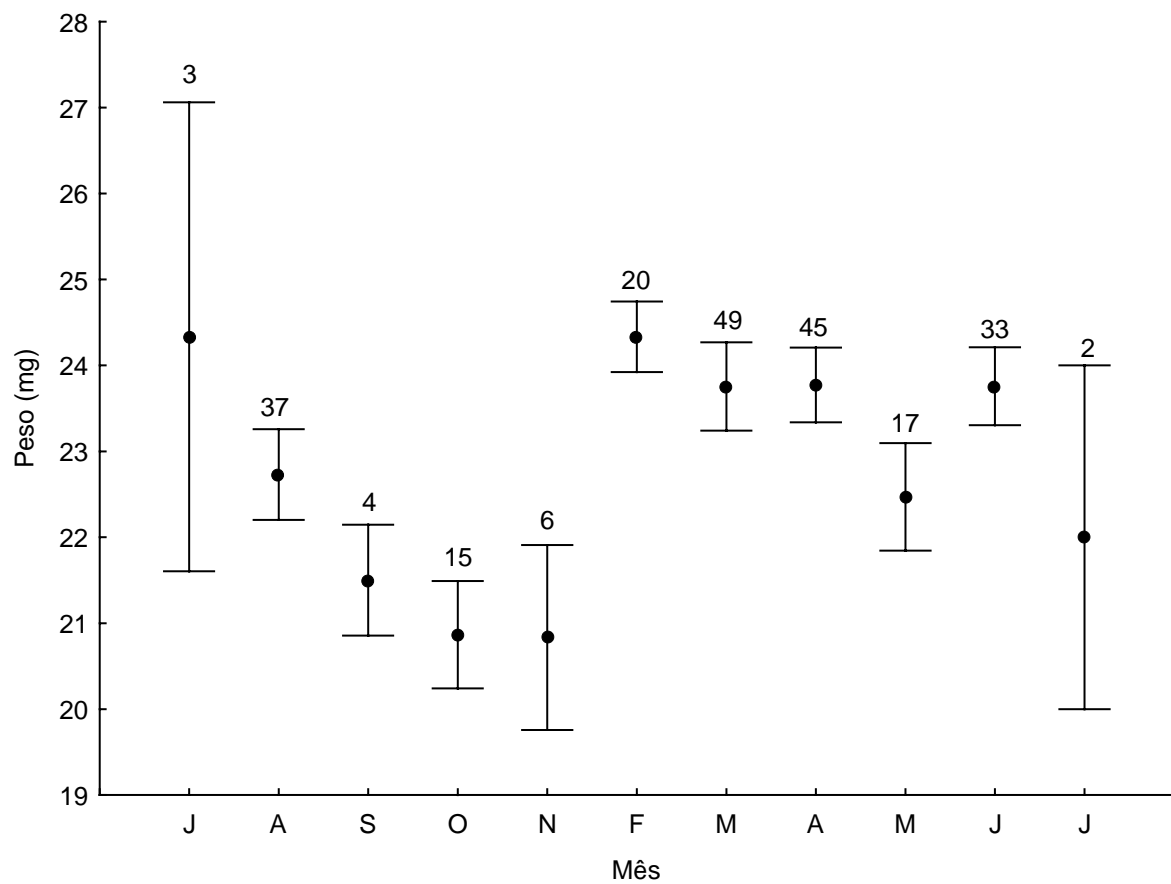


Figura 3.1. Peso médio dos machos adultos de *P. phronius* entre julho de 2003 e julho de 2004. As barras representam o erro padrão e os valores acima delas mostram o número de machos pesados.

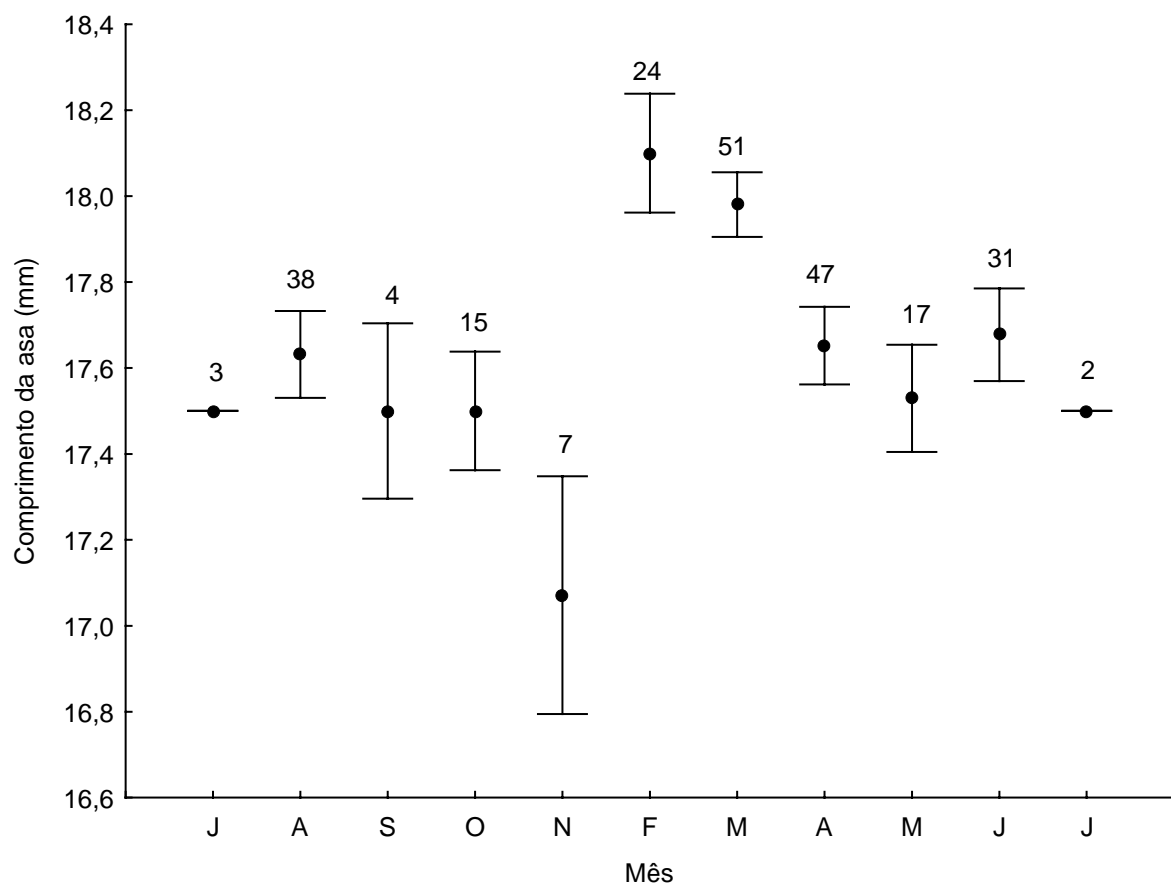


Figura 3.2. Comprimento médio das asas dos machos de *P. phronius* entre julho de 2003 e julho de 2004. As barras representam o erro padrão e os valores acima delas mostram o número de machos medidos.

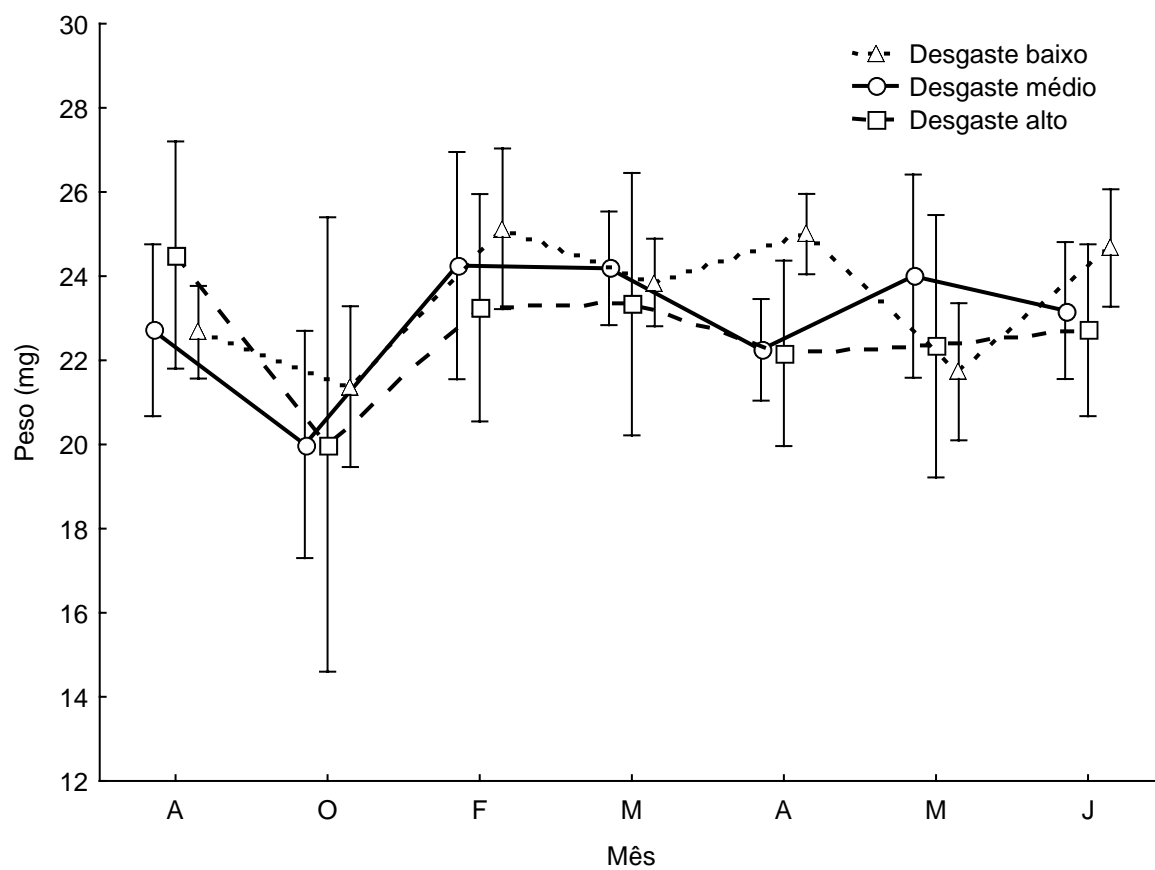


Figura 3.3. Variação de peso em machos com diferentes desgastes alares em agosto e outubro de 2003 e de fevereiro a junho de 2004.

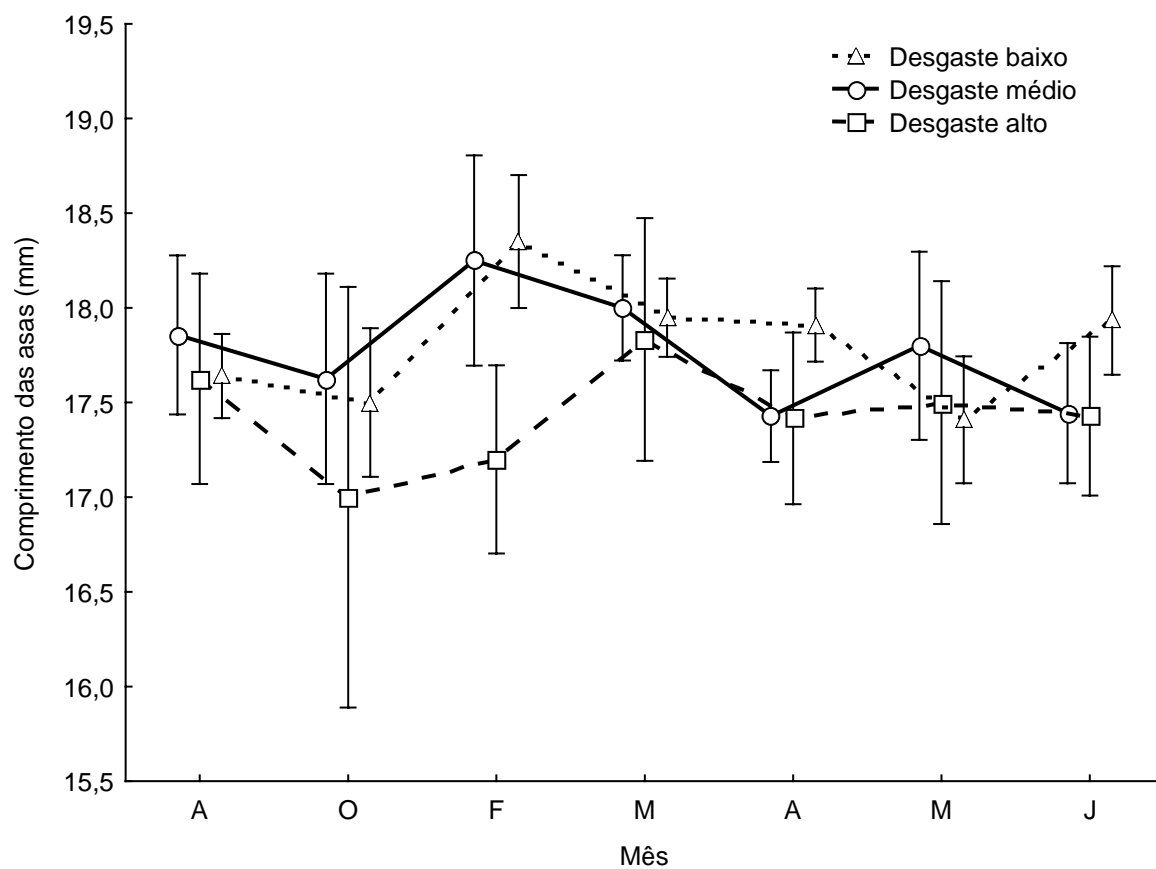


Figura 3.4. Variação do comprimento da asa em machos com diferentes desgastes alares em agosto e outubro de 2003 e de fevereiro a junho de 2004.



Na área 1, machos com asas mais compridas foram mais pesados, entretanto, apenas 25% da variação em peso foi explicada pela variação do comprimento da asa (regressão linear  $F_{(1,48)}=16,19$ ,  $r^2=0,252$ ,  $p<0,001$ , Figura 3.5). Uma relação similar foi encontrada na área 2 (regressão linear  $F_{(1,152)}=62,47$ ,  $r^2=0,291$ ,  $p<0,01$ , Figura 3.6).

A correlação entre comprimento de asa e peso foi maior em machos mais novos ( $r^2=31\%$ ,  $n=132$ ), seguida por machos com desgaste médio ( $r^2=21,8\%$ ,  $n=68$ ) e machos com desgaste alto ( $r^2=17,8\%$ ,  $n=30$ ).

Para controlar o efeito de variações sazonais sobre a relação entre o peso e o comprimento da asa, utilizei uma análise de covariância entre estas características em cada mês. Somente incluí nesta análise os meses que tiveram pelo menos 10 machos marcados (agosto e outubro de 2003 e de fevereiro a junho de 2004). Os resultados mostram que a relação entre peso e comprimento da asa não varia em função da época do ano (Tabela 3.2).

O desgaste alar não estava relacionado com diferenças de peso entre os machos nas áreas 1 e 2 (ANOVA com dois fatores,  $F_{(2,196)}=1,25$ ,  $p=0,290$ ). Mesmo somando todos os indivíduos e incluindo aqueles marcados em áreas adjacentes, não houve um padrão de redução do peso em relação ao aumento do desgaste alar (ANOVA  $F_{(2,228)}=1,80$ ,  $p=0,168$ ).

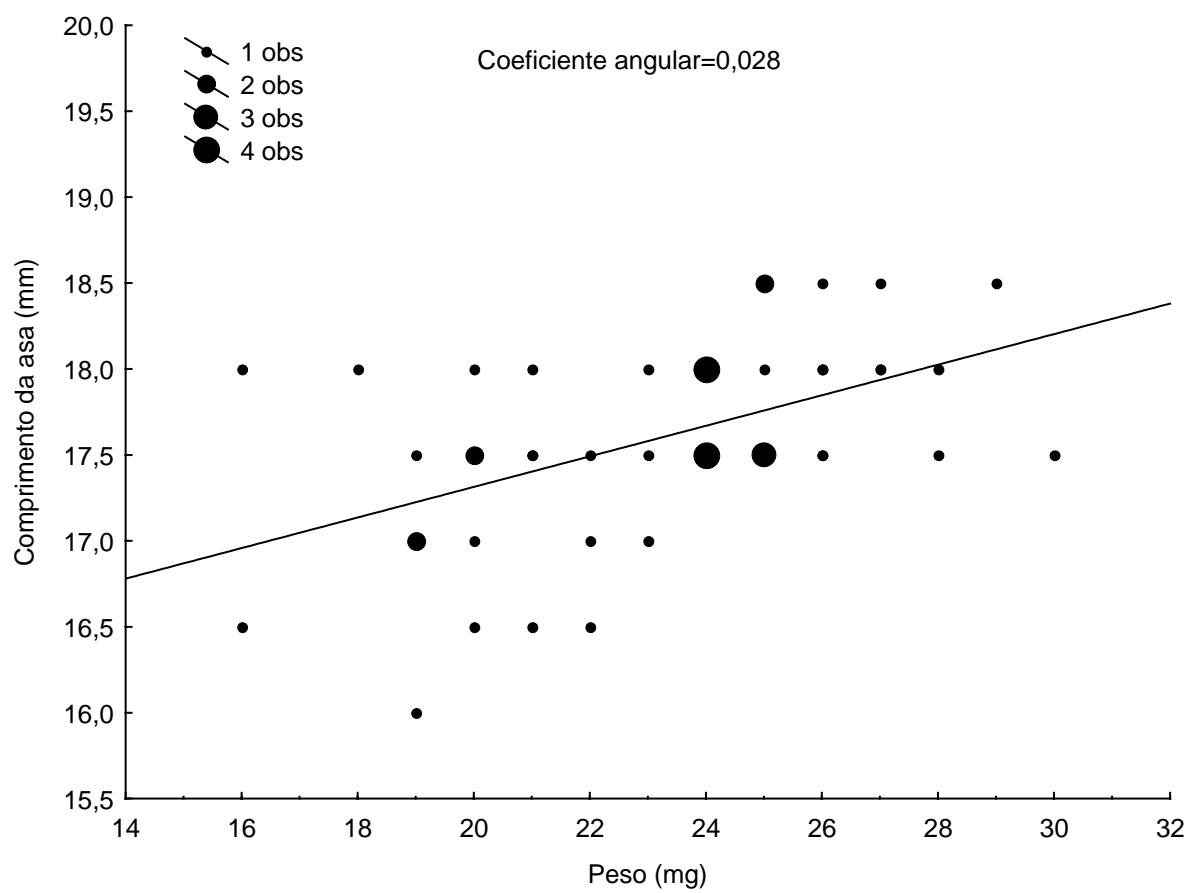


Figura 3.5. Variação do comprimento da asa em relação ao peso dos indivíduos medidos na área 1.

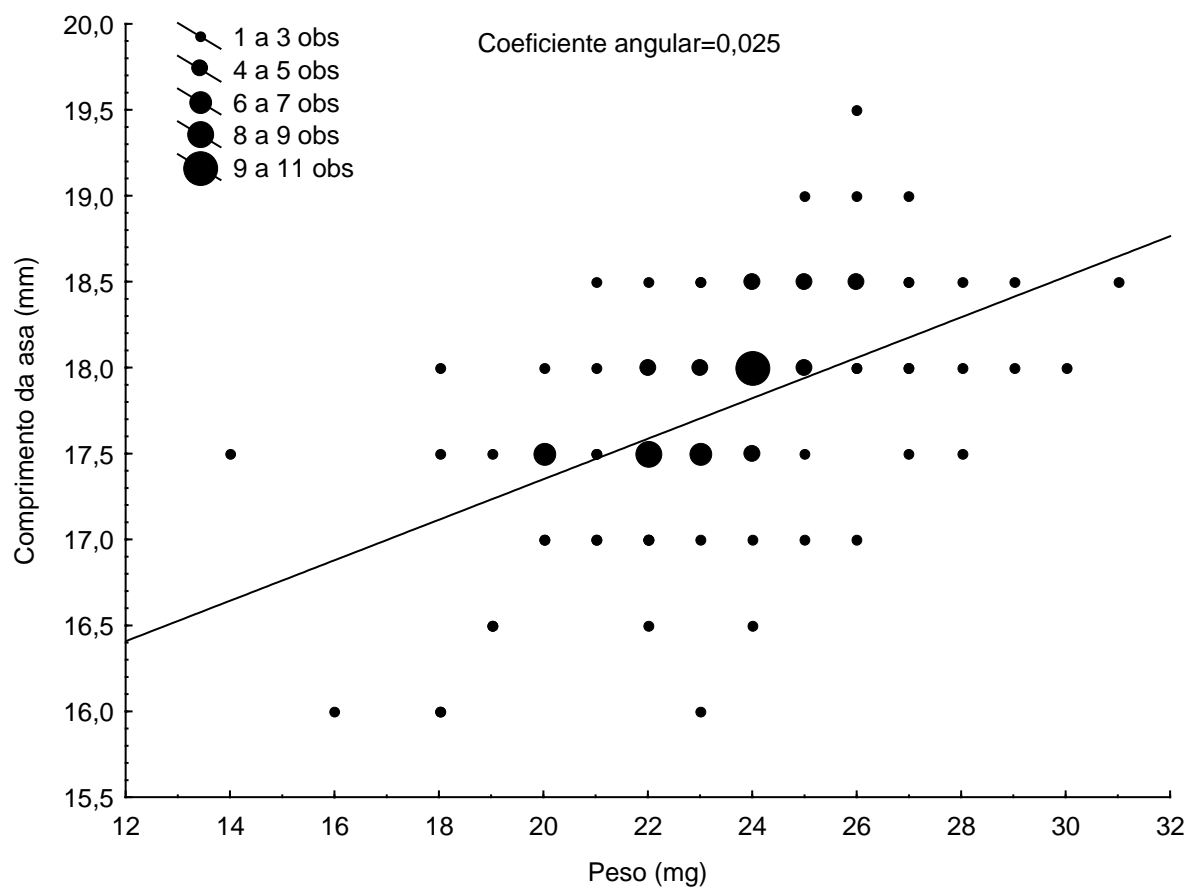


Figura 3.6. Variação do comprimento da asa em relação ao peso dos indivíduos medidos na área 2.

Tabela 3.2. Análise de covariância entre peso corporal e comprimento da asa a cada mês em machos de *P. phronius*.

Efeito	ANCOVA	p
Mês	$F_{(6,230)}=1,44$	0,201
Peso	$F_{(1,230)}=54,0$	<0,001
Mês*peso	$F_{(6,230)}=1,26$	0,279

### **Variação de peso e medidas de longevidade**

O tempo médio entre a primeira e a última recaptura dos machos avistados em mais de um dia foi de 6,8 dias (mín=1 e máx=62 dias). O número de reavistamentos de cada indivíduo (Kruskall-Wallis,  $H_{(2,73)}=1,073$ ,  $p=0,585$ ) e as estimativas de longevidade (Kruskall-Wallis,  $H_{(2,73)}=0,615$ ,  $p=0,735$ ) não estavam relacionados com o desgaste das asas. Da mesma forma, o peso, comprimento e desgaste alar não estavam relacionados com machos residentes ou vagantes (regressão logística,  $n=56$ ,  $\chi^2=4,216$ ,  $gl=3$ ,  $p=0,239$ ).

A semelhança de peso, desgaste e comprimento da asa entre machos residentes e vagantes de *P. phronius* sugere que o deslocamento dos machos, e talvez os resultado das disputas, não dependem destas características. Entretanto, os critérios usados para definir machos residentes e vagantes (classificando como residentes indivíduos que apresentaram deslocamento menor que 9 metros entre os reavistamentos) podem não representar bem possíveis diferenças de tática entre os machos.

Machos recapturados mais de uma vez não apresentaram diferença de peso entre a primeira e a última captura (teste t pareado,  $t=0,592$ ,  $gl=26$ ,  $p=0,558$ ). No entanto, alguns indivíduos foram recapturados com intervalo de apenas um dia após a marcação, enquanto outros foram recapturados em até 11 dias depois. Assim, para reduzir esta diferença, os machos foram divididos em dois grupos representando aqueles recapturados em menos de quatro dias e aqueles capturados com intervalo de quatro dias ou mais. Machos recapturados em até três dias não tiveram alteração do seu peso (teste t pareado,  $t=1,254$ ,  $gl=19$ ,  $p=0,225$ ). No entanto, os machos recapturados em quatro dias ou mais, apresentaram, em média, uma redução de peso de 1,4 mg (teste t pareado,  $t=2,490$ ,  $gl=8$ ,  $p=0,038$ ).

### **Tempo mínimo de observação e orçamento temporal**

Foram realizadas observações comportamentais de 40 machos. As análises do tempo mínimo de observação não detectaram diferença na proporção de tempo gasta em vôo entre os intervalos de cinco minutos (ANOVA com medidas repetidas,  $F_{(5,110)}=1,51$ ,  $p=0,191$ ) não existindo portanto, necessidade de retirar das análises o período inicial das observações.

Os machos passam em média 90% do tempo pousados (DP=0,141%). O segundo comportamento mais comum foi o de vôo (média=3,7%, DP= 0,028%) seguido por defesa territorial (média=1,7%, DP=0,065%). A única cópula observada apresentou duração aproximada de 23 minutos. Os comportamentos de forrageio, corte e “display” foram raramente vistos totalizando menos que 1% do orçamento temporal dos machos. A proporção de tempo gasta em defesa territorial intraespecífica foi maior que interações com borboletas de outras espécies (Mann-Whitney,  $U=239$ ,  $Z= -2,269$ ,  $p=0,023$ ).

### **Variação comportamental, qualidade das parcelas e estimativas de RHP**

O número de observações comportamentais na área 1 foi muito baixo para permitir análises estatísticas. Na área 2 não houve relação entre a abundância de machos e a proporção de tempo gasta em defesa territorial (correlação de Spearman,  $n=14$ ,  $r_s=0,386$ ,  $p=0,172$ ), ocorrendo o mesmo com os vôos de patrulha (correlação de Spearman,  $n=15$ ,  $r_s=0,077$ ,  $p=0,785$ ). Assim, não existe evidência de que machos aumentam atividade de defesa nos sítios de maior abundância. Talvez a disponibilidade de territórios seja alta e, portanto, não exista concorrência por estes pontos.

Machos presentes nos territórios com alta frequência de ocupação ao longo dos meses (presumivelmente com melhor qualidade) não apresentaram diferenças na proporção de tempo gasta em defesa (correlação de Spearman,  $n=14$ ,  $r_s=0,367$ ,  $p=0,197$ ) e nem em vôos de patrulha territorial (correlação de Spearman,  $n=15$ ,  $r_s=0,181$ ,  $p=0,520$ ).

Da mesma forma que o comportamento, não houve nenhuma variação do peso corporal e do comprimento da asa em relação à abundância média de machos nas parcelas em nenhuma das áreas. Este mesmo resultado foi encontrado quando substituí a abundância de machos nas parcelas pelo número de meses em que cada uma permaneceu ocupada como uma medida da sua qualidade (Tabela 3.3). Isto sugere que estas características podem não estar relacionadas com o RHP dos machos. Alternativamente, a competição pelos territórios pode ser baixa e, portanto, existam borboletas com diferenças na capacidade competitiva ocupando o mesmo trecho.

Tabela 3.3. Resultados das ANCOVAS entre o peso ou comprimento de asa em relação à abundância em cada área de estudo.

<b>Característica fenotípica</b>	<b>Efeito</b>	<b>ANCOVA</b>	<b>p</b>
Peso	Área	$F_{(1,31)} < 0,01$	0,965
Peso	Abundância	$F_{(1,31)} = 2,00$	0,168
Peso	Área*abundância	$F_{(1,31)} = 0,11$	0,738
Comprimento da asa	Área	$F_{(1,31)} = 0,06$	0,811
Comprimento da asa	Abundância	$F_{(1,31)} = 0,08$	0,785
Comprimento da asa	Área*abundância	$F_{(1,31)} = 0,31$	0,584
Peso	Área	$F_{(1,31)} = 0,015$	0,904
Peso	Meses de ocupação	$F_{(1,31)} = 0,963$	0,335
Peso	Área*meses de ocupação	$F_{(1,31)} < 0,001$	0,987
Comprimento da asa	Área	$F_{(1,31)} = 0,195$	0,662
Comprimento da asa	Meses de ocupação	$F_{(1,31)} = 0,001$	0,972
Comprimento da asa	Área* meses de ocupação	$F_{(1,31)} = 0,449$	0,508



## Disputas territoriais

Foram observadas oito disputas entre machos em que ambos os adversários foram previamente marcados. Como estes insetos não foram capturados depois destas interações, utilizei os valores de peso, desgaste e comprimento de asa obtidos no dia da sua marcação para as comparações realizadas. Não houve diferença de peso entre os vencedores e perdedores (teste t pareado,  $t=1,000$ ,  $gl=7$ ,  $p=0,351$ ), ocorrendo o mesmo com relação ao comprimento das asas (teste t pareado,  $t=0,753$ ,  $gl=7$ ,  $p=0,476$ ) e desgaste (qui-quadrado,  $\chi^2=3,000$ ,  $n=14$ ,  $p=0,223$ ). Nestas disputas não foi possível identificar o macho residente no início da interação.

Em um outro combate entre machos não marcados, observei o macho vencedor bater no dorso do macho perdedor durante o vôo de expulsão do território. Este vôo ocorreu em linha reta e os toques foram feitos repetidas vezes, sendo improvável que tenham sido colisões ao acaso.

Dos 22 machos territoriais removidos durante os experimentos de remoção não foi possível obter o comprimento de asa de um macho substituto, e em outros dois não foram feitas às estimativas de desgaste. Uma regressão logística múltipla utilizando peso e comprimento da asa como variáveis independentes foi significativa (regressão logística  $n=43$ ,  $\chi^2=8,678$ ,  $p=0,013$ ), porém a retirada do comprimento das asas não alterou o resultado do teste ( $\chi^2=0,112$ ,  $p=0,143$ ). O modelo final mostra que a proporção de residentes aumenta com o peso (regressão logística  $n=43$ ,  $\chi^2=6,534$ ,  $p=0,011$ , Figura 3.7). O desgaste das asas não esteve relacionado com a posição do macho (qui-quadrado,  $\chi^2=0,277$ ,  $gl=2$ ,  $n=42$ ,  $p=0,871$ ). Assim, embora exista uma boa correlação entre peso corporal e comprimento de asa, apenas o primeiro fator está associado com o sucesso territorial em *P. phronius*.

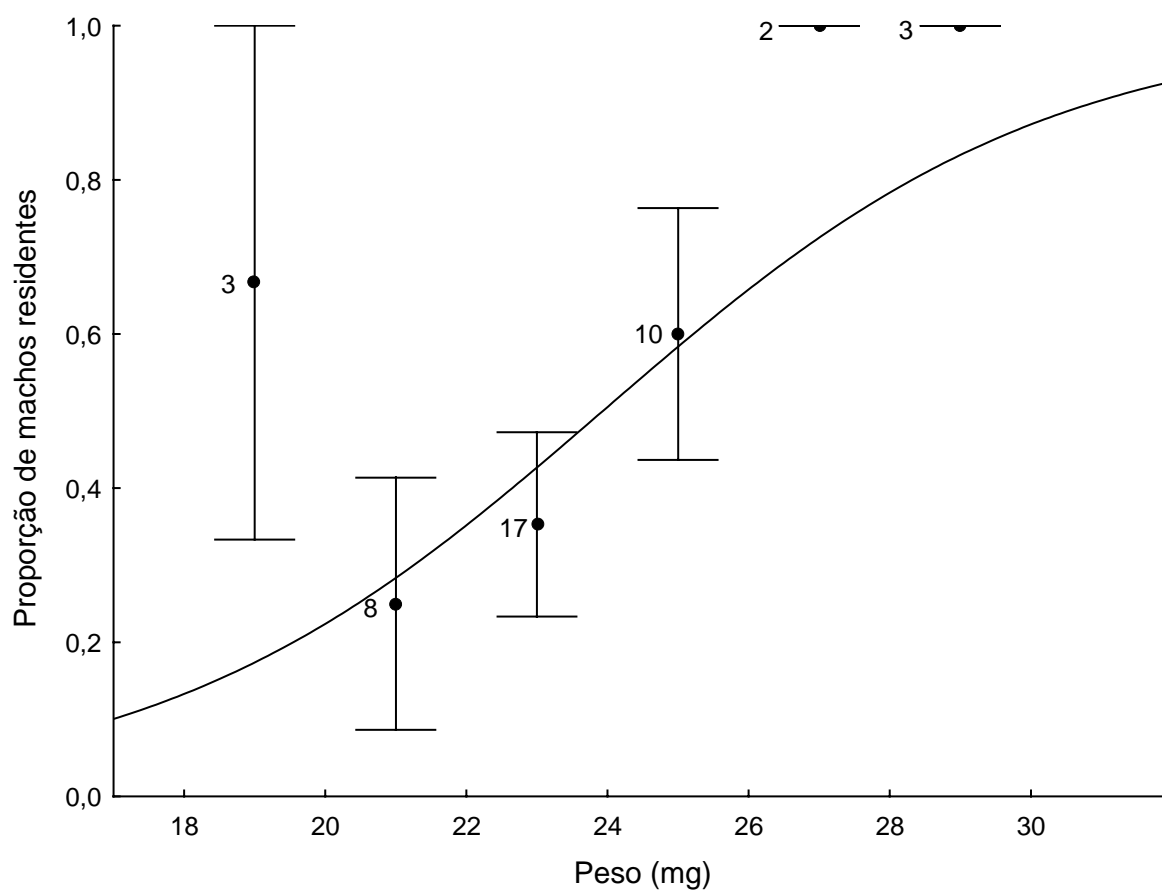


Figura 3.7. Proporção de machos residentes em relação ao peso nos experimentos de remoção. Os valores ao lado das barras representam o número de amostras.

## Discussão

### Marcação e reavistamento

Durante as épocas mais quentes do ano, o desenvolvimento destes insetos é mais acelerado, resultando em adultos menores. Porém, ao contrário do observado, seria esperado que os indivíduos da estação chuvosa (mais quente) apresentassem menor peso (Kemp 2000b; Kemp & Jones 2001). É possível que os adultos na época chuvosa tenham sido larvas na estação seca. No entanto, visto que as larvas desta espécie demoram de um a dois meses para atingir o estágio adulto, os indivíduos presentes em fevereiro devem ter sido larvas em janeiro ou dezembro quando as temperaturas já são altas. Talvez o maior peso durante o verão seja resultado da melhor qualidade nutricional das gramíneas consumidas pelas larvas a partir do novembro (Goulson 1993).

Machos com asas mais longas foram mais pesados independentemente do período do ano, no entanto, o aumento do comprimento da asa explicou uma variação muito pequena do peso. Alguns autores se baseiam na premissa de que o tamanho (e conseqüentemente o peso) é uma medida do RHP, e utilizam o comprimento das asas para avaliar a influência do tamanho sobre a capacidade competitiva dos insetos (Knapton 1985; Rosemberg & Enquish 1991; Hernández & Benson 1998; Kemp 2000a). A maioria dos trabalhos com borboletas sugere que existe uma vantagem para machos maiores (Wickman 1985; Rosemberg & Enquish 1991) e uma re-análise recente dos trabalhos de Alcock (1994) com *Chlosyne californica* e de Kemp (2000) com *Hypolimnas bolina* demonstrou que, nestas espécies, os machos maiores também tendem a vencer as brigas (Benson – comunicação pessoal). No entanto, existem alguns estudos em que não foi detectada uma relação clara (Knapton 1985; Kemp 2000a) e um caso particular no qual indivíduos menores tendem a vencer as brigas (Hernández & Benson 1998). Os resultados do presente trabalho sugerem que enquanto o peso tem influência na probabilidade de vitória, o maior comprimento de asa não está relacionado com maior capacidade competitiva dos machos.

Indivíduos maiores devem ter maior vantagem nas disputas em que a força seja importante, como na intimidação do rival ou em situações em que ocorra contato físico. Também existe a possibilidade de que o peso esteja relacionado com a quantidade de energia estocada. Nestas situações, se as reservas energéticas são importantes, indivíduos mais pesados com maior proporção de gordura devem ganhar mais disputas. Entretanto, esta relação entre peso e reserva energética pode não ocorrer em algumas situações, mesmo que a quantidade de gordura possa prever o macho vencedor (Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994).

Mas por que a correlação entre peso e comprimento da asa foi baixa? Larvas melhor nutridas devem se tornar adultos maiores, conseqüentemente mais pesados e com maior comprimento de asas. Contudo, adultos de *P. phronius* perdem peso com o envelhecimento, enquanto que o comprimento das asas não varia com a idade. Se isto ocorre, a variação do comprimento da asa explicada pelo peso deve ser maior em indivíduos mais jovens que ainda não sofreram os efeitos da senescência. Este padrão foi confirmado em *P. phronius*, entretanto, o número de machos amostrados em cada idade foi diferente, podendo influenciar no resultado obtido.

Se a correlação entre o comprimento alar e o peso diminui à medida em que ocorre o envelhecimento, a utilização do tamanho das asas como uma sinalização da capacidade competitiva do macho não seria confiável (Maynard Smith 1974; Maynard Smith & Parker 1976), por dar vantagem a indivíduos mais velhos que presumivelmente são mais fracos.

No entanto, esta última hipótese gera uma nova dúvida. Se o peso diminui com a idade, por que não houve relação entre o desgaste alar e o papel dos machos durante os experimentos de remoção? Talvez esta ausência de relação tenha ocorrido devido à imprecisão do método utilizado para estimar a idade dos insetos (Ex: Kemp 2002). Alternativamente, se o peso é a característica mais importante nas disputas, borboletas vagantes e com pouco peso por serem mais velhas podem

ser misturadas com indivíduos mais jovens também vagantes, mas que apresentem baixo peso causado por deficiências nutritivas.

### **Variação de peso e medidas de longevidade**

Os machos de *P. phronius* podem ter uma longevidade no campo de até dois meses. A ausência de relação entre o número de reavistamentos e seu desgaste alar ao ser marcado indica que o deslocamento destes indivíduos na área e a sua fidelidade aos territórios não estão associados com a idade. Este resultado não condiz com o esperado em modelos teóricos (Switzer 1993) e com os padrões observados em algumas espécies (Switzer 1997; Kemp 2001). Por outro lado, machos da libélula *Calopteryx maculata* defendem territórios quando jovens, mas são expulsos quando estão mais velhos, presumivelmente devido à redução da sua capacidade de vencer as disputas (Forsyth & Montgomerie 1987).

O padrão de perda de peso nas recapturas com mais de três dias reforça a possibilidade de que machos mais velhos de *P. phronius* possuem menor RHP que machos mais novos. É possível que indivíduos mais velhos tenham menor capacidade de danificar oponentes ou não consigam acompanhar interações mais longas.

### **Variação comportamental, densidade e estimativas de RHP**

Machos da borboleta *Strymon melinus* abandonam a defesa de territórios quando a densidade de indivíduos aumenta (Alcock & O'Neill 1986). Nestes momentos, o custo energético com a manutenção do território pode superar os ganhos, justificando o abandono da área. Já na borboleta *Chlosyne californica* a alteração das táticas adotadas pelos machos aparentemente não está associada com variações de densidade durante o dia (Alcock 1994).

A ausência da relação entre orçamento temporal e as estimativas de qualidade e abundância dos territórios sugere que estas diferenças entre os sítios não são suficientemente grandes para afetar o comportamento dos machos de *P. phronius* (Knapton 1985; Alcock 1987). Este resultado é

reforçado pela ausência de relação entre peso corporal e a qualidade das parcelas. Por outro lado, é possível que a competição por estes pontos seja desprezível ou que seu valor seja muito baixo, não justificando brigas intensas. Em *Asterocampa leilia*, a troca de machos nos territórios é freqüente (Rutowski et al. 1994). Este padrão pode reduzir o valor do território, pois os machos podem esperar o abandono da área para ocupá-la logo em seguida sem a necessidade de brigas pela sua posse. Se estas disputas são raras, não deve haver grande diferença nas características dos machos territoriais e vagantes.

### **Disputas territoriais**

O contraste entre a ausência da influência do peso nos resultados das observações de disputas naturais, mas sua importância nos experimentos de remoção pode ser explicado pela forma como as estas medidas foram obtidas. Nas observações das disputas, as borboletas foram pesadas no dia da marcação, enquanto as interações foram observadas dias ou semanas depois. Visto que os machos perdem peso com o decorrer do tempo, provavelmente ocorreram alterações nesta característica e no RHP no período entre a marcação e a observação das brigas. Já nos experimentos de remoção utilizei medidas obtidas no momento da amostragem e, portanto, expressam as diferenças reais de peso e desgaste.

Ao contrário do que já foi relatado para outras espécies de insetos (Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994; Kemp 2002), é possível que machos de *P. phronius* com maior reserva de gordura sejam mais pesados. Mais reserva pode permitir que os machos permaneçam nas disputas por mais tempo (Marden & Rollins 1994) ou pode indicar maior vigor (Hack 1997).

Alternativamente, o peso pode indicar massa muscular e ter uma relação direta para ganhar disputas físicas. Talvez os vôos em círculos e espirais destes indivíduos sirvam para avaliar o tamanho do oponente, assim como é esperado pelo acesso sequencial de informação (Leimar & Enquist 1984; Knapton 1985; Enquist & Leimar 1987). Caso ambos se considerem aptos para ganhar, a disputa

deve escalar para uma fase com contato físico, quando o tamanho deve ter influência direta no resultado. A observação de uma disputa em que os rivais se tocaram repetidas vezes reforça esta possibilidade.

O peso dos machos deve estar relacionado com a nutrição das larvas e idade dos adultos. Assim, ele pode fornecer uma sinalização evolutivamente estável devido a sua relação mecânica com o RHP e a dificuldade em blefar sobre o tamanho (Maynard Smith & Parker 1976; Fitzstephens & Getty 2000).

## Literatura Citada

- Alcock,J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**, 309-317.
- Alcock,J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 2475-2482.
- Alcock,J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology* **97**, 103-118.
- Alcock,J. & O'Neill,K.M. 1986. Density-dependent mating tactics in the gray hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Zool. , Lond (A)* **209**, 105-113.
- Bishop,D.T. & Cannings,C. 1978. A generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* **70**, 85-124.
- Emlen,D.J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 335-341.
- Enquist,M. & Leimar,O. 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* **127**, 187-205.
- Enquist,M., Leimar,O., Ljungberg,T., Mallner,Y. & Segerdahl,N. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* **40**, 1-14.



- Fitzstephens,D.M. & Getty,T. 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Animal Behaviour* **60**, 851-855.
- Forslund,P. 2000. Male–male competition and large size mating advantage in European earwigs, *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour* **59**, 753-762.
- Forsyth,A. & Montgomerie,R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 73-81.
- Galetti,M. 1993. Diet of the scaly-headed (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* **25**, 419-425.
- Gibbons,D.W. & Pain,D. 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *Journal of Animal Ecology* **61**, 283-289.
- Goulson,D. 1993. The evolutionary significance of bimodal emergence in the butterfly, *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **49**, 127-139.
- Hack,M.A. 1997. Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus*. *Animal Behaviour* **53**, 733-747.
- Hammerstein,P. & Parker,G.A. 1982. The asymmetric war of attrition. *Journal of Theoretical Biology* **96**, 647-682.
- Hernández,M.I.M. & Benson,W.W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour* **56**, 533-540.
- Hosmer,D.W. & Lemeshow,S. 1989. *Applied Logistic Regression*. New York: Wiley.

- Ide,J. 2004. Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research* **19**, 189-196.
- Kemp,D.J. 2000a. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology* **11**, 591-596.
- Kemp,D.J. 2000b. The basis of life-history plasticity in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera : Nymphalidae). *Australian Journal of Zoology* **48**, 67-78.
- Kemp,D.J. 2001. Age-related site fidelity in the territorial butterfly *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Australian Journal of Zoology* **40**, 65-68.
- Kemp,D.J. 2002. Butterfly contests and flight physiology: why do older males fight harder? *Behavioral Ecology* **13**, 456-461.
- Kemp,D.J. 2003. Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 7-13.
- Kemp,D.J. & Jones,R.E. 2001. Phenotypic plasticity in field populations of the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (L.) (Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **72**, 33-45.
- Knapton,R.W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus artie butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 389-395.
- Leimar,O. & Enquist,M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **111**, 475-491.
- Marden,J.H. & Cobb,J.R. 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour* **68**, 857-865.

- Marden,J.H. & Rollins,R.A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* **48**, 1023-1030.
- Marden,J.H. & Waage,J.K. 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* **39**, 954-959.
- Maynard Smith,J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **47**, 209-221.
- Maynard Smith,J. & Parker,G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**, 159-175.
- Maynard Smith,J. & Price,G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* **346**, 15-18.
- Parker,G.A. & Rubenstein,D.I. 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour* **29**, 221-240.
- Payne,R.J.H. & Pagel,M. 1997. Why do animals repeat displays? *Animal Behaviour* **54**, 109-119.
- Plaistow,S.J. 1997. Variation in non-territorial behaviour in male *Calopteryx seplendens xanthostoma* (Charpentier) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **26**, 171-181.
- Rosemberg,R.H. & Enquish,M. 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residence. *Animal Behaviour* **42**, 805-811.
- Rutowski,R.L., Demlong,M.J. & Leffingwell,T. 1994. Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa*, Nymphalidae). *Animal Behaviour* **48**, 833-841.

Snedecor,G.W. & Cochran,W.G. 1980. *Statistical Methods*. 7th edn. Ames, Iowa: Iowa State University Press.

Switzer,P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**, 533-555.

Switzer,P.V. 1997. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour* **53**, 865-877.

Switzer,P.V. 2002. Territory quality, habitat selection, and competition in the amberwing dragonfly, *Perithemis tenera* (Say) (Odonata: Libellulidae): population patterns as a consequence on individual behavior. *Journal of the Kansas Entomological Society* **75**, 154-157.

Wickman,P.O. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* **33**, 1162-1168.

## Conclusões finais e perspectivas futuras

Os comportamentos de *Paryphthimoides phronius* apresentaram algumas diferenças marcantes em relação a outras espécies filogeneticamente próximas. Para cada comportamento estudado aqui, acredito que existam algumas etapas futuras que possam ajudar no esclarecimento dos mecanismos subjacentes (Figura 4.1). No entanto, em todas as observações e questões levantadas, o passo mais fundamental para esclarecer sua generalidade é a realização de estudos em outras populações destes insetos.

A seguir descrevo sucintamente os principais resultados obtidos para *P. phronius* e proponho algumas hipóteses e experimentos que podem auxiliar no estudo comportamental desta espécie e de outras semelhantes.

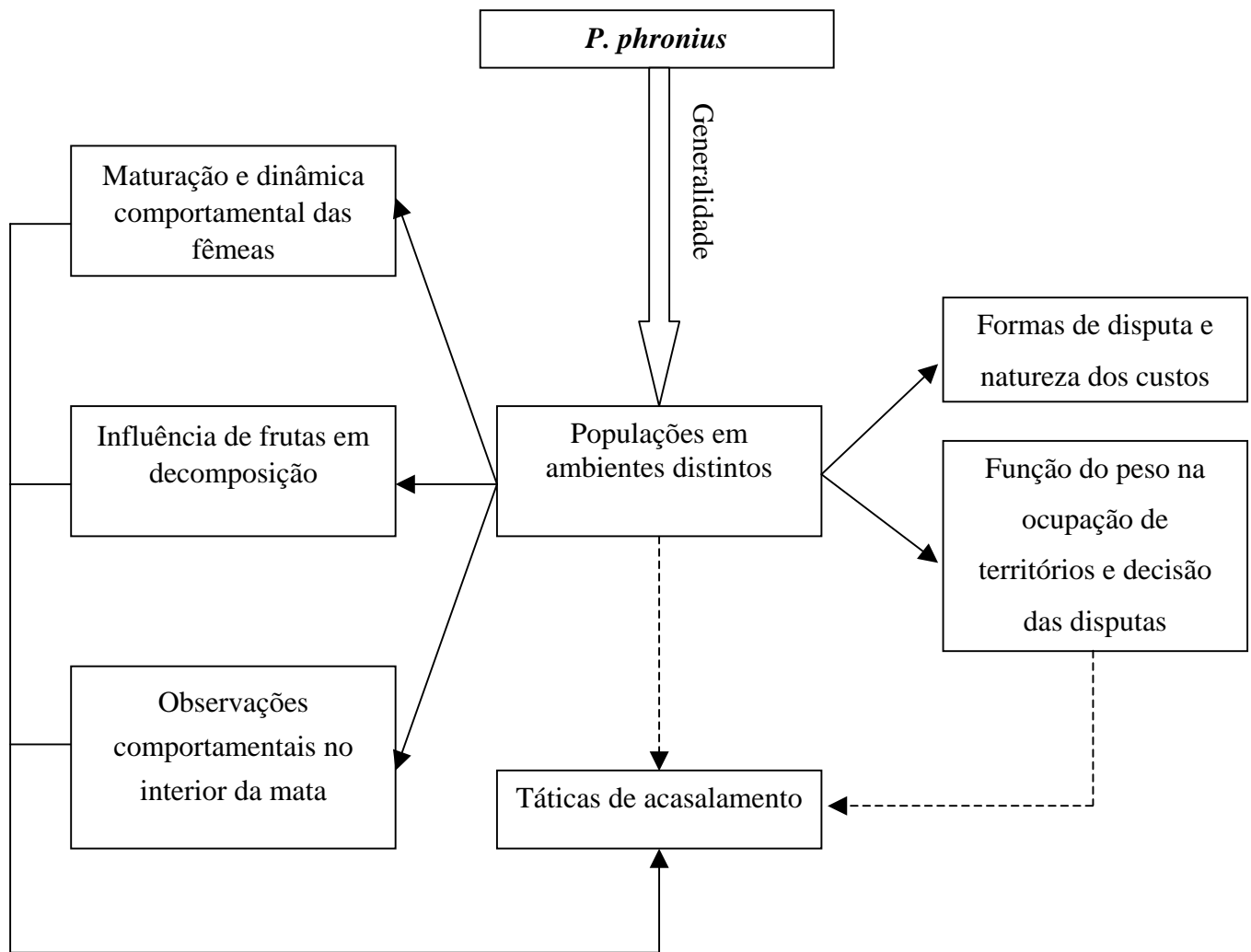


Figura 4.1 Esquema indicando algumas metas que podem auxiliar a esclarecer os mecanismos responsáveis pelos comportamentos de *P. phronius*. Um primeiro passo seria o estudo envolvendo outras populações para averiguar a generalidade dos padrões encontrados, com ênfase em possíveis diferenças nas táticas de acasalamento exibidas pelos machos (seta pontilhada). O período de maturação e a dinâmica comportamental das fêmeas, o papel de frutas em decomposição e observações comportamentais no interior da mata podem auxiliar no entendimento dos fatores que governam a distribuição dos machos e suas táticas de acasalamento. As formas das disputas, os custos e o papel do peso nelas podem esclarecer quais regras definem o macho vencedor. Indiretamente (seta pontilhada), estas regras podem refletir em diferenças nas táticas adotadas pelos machos.

Semelhantemente a *P. aegeria* (Wickman & Wiklund 1983; Dyck 1997), *P. phronius* defende manchas de sol, entretanto, os territórios são estabelecidos na borda da mata e não no interior dela, como foi descrito para a espécie temperada. A hipótese mais aceita para este fenômeno em *P. aegeria*, e em outras espécies de borboletas, é de que em temperaturas mais elevadas, os machos se aquecem mais rapidamente e não perdem muito calor em vôos de procura por fêmeas. Em temperaturas mais baixas os machos devem se estabelecer nas manchas de sol para evitar perda excessiva de calor (Wickman & Wiklund 1983; Wickman 1985). É possível que o aquecimento também defina o estabelecimento dos machos de *P. phronius*. Contudo, os machos podem aproveitar as sombras em torno das manchas para evitar o superaquecimento. Nesta situação, eles devem ocupar preferencialmente estas áreas sombreadas quando as temperaturas estiverem mais altas.

Alguns autores argumentam que os comportamentos dos machos de espécies tropicais são mais influenciados pela disponibilidade de fêmeas, enquanto que em espécies temperadas, o clima condicionaria fortemente as atividades dos insetos (Wickman & Wiklund 1983; Wickman 1985; Pivnick & McNeil 1987; Ravenscroft 1994; Rutowski et al. 1994; Dreisig 1995; Dyck 1997; Freitas et al. 1997; Gothard et al. 1999; Rutowski 2000; Kemp & Rutowski 2001; Kemp 2003; Ide 2004). Contudo, as informações adquiridas neste trabalho não permitem distinguir as causas da localização dos territórios e do horário de defesa, pois as observações de fêmeas foram raras.

Machos de *P. phronius* defendem territórios à tarde e presumivelmente se alimentam durante a manhã. No entanto, poucos machos foram vistos antes das 1100 h, dificultando a constatação de algum padrão. Adicionalmente, o estudo foi realizado em apenas uma população na borda de uma mata. Estudos envolvendo diferentes populações e observações comportamentais destes indivíduos no sub-bosque de florestas podem ajudar a esclarecer melhor os fatores responsáveis por eventuais mudanças de táticas durante o dia.

Os machos aparentemente não defendem territórios em função do horário de emergência das fêmeas. Entretanto, seu comportamento ainda pode estar relacionado com a localização e disponibilidade de parceiras sexuais. Talvez as fêmeas receptivas sejam mais ativas à tarde e os machos respondam a este padrão (Rutowski 1991; Rutowski et al. 1994; Kemp & Rutowski 2001; Kemp 2003). Alternativamente, estes insetos podem estar defendendo territórios quando a disponibilidade de fêmeas é menor, por ser uma estratégia mais eficiente quando a probabilidade de encontrá-las fora dos territórios é baixa (Ide 2004). Se esta hipótese for verdadeira, o valor dos territórios deverá ser menor em períodos de maior abundância devido ao aumento da probabilidade de encontrar fêmeas vagantes. Para verificar se os machos alteram seus comportamentos em resposta à disponibilidade de parceiras sexuais é necessário realizar observações comportamentais e estudos do horário de atividade e distribuição de fêmeas virgens e selvagens. Adicionalmente, observações de fêmeas virgens e machos em insetário podem identificar a período de maturação delas.

Relatos de defesa de sítios de alimentação não são comuns em borboletas (Fischer & Fiedler 2001), no entanto, frutas em decomposição aparentemente influenciam os machos de *P. phronius* na escolha dos territórios. Para verificar o efeito da atração das frutas sobre machos territoriais, elas devem ser colocadas em locais iluminados simultaneamente com áreas controle (sem frutas). Experimentos manipulando o sombreamento de sítios previamente ocupados por machos podem esclarecer o papel das manchas de sol na escolha dos territórios. A colocação de frutas e alteração da iluminação em um mesmo segmento pode resultar em diferenças comportamentais dos machos (como disputas mais curtas ou abandono do local), indicando o valor relativo de cada um destes fatores sobre a qualidade destes pontos.

A existência de diferentes táticas de acasalamento entre os indivíduos ainda não foi investigada. Observações comportamentais de machos territoriais em manchas de sol e frutas em decomposição e a procura por machos satélites (se estabelecem próximos aos machos residentes) e



vagantes (procuram ativamente por fêmeas) podem auxiliar na identificação das táticas adotadas pelos machos. Esta identificação pode facilitar o esclarecimento dos fatores que governam a distribuição dos machos, bem como a natureza das disputas entre eles.

Ainda não se sabe as características dos locais preferencialmente ocupados. Talvez a duração das disputas seja maior nas áreas com frutas e manchas de sol devido a maior atratividade de fêmeas para estes pontos. Assim, eles devem ser ocupados por machos mais fortes. Por outro lado, as frutas podem atrair fêmeas acasaladas que estejam apenas à procura de alimento e, portanto, estes territórios podem ser menos valorizados, sendo ocupados por machos mais fracos que utilizem outra estratégia de acasalamento.

Entender os mecanismos das disputas, suas regras e as formas pelas quais os custos são adquiridos também é importante para esclarecer a função do peso e outras características fenotípicas na obtenção e manutenção dos territórios. Ao contrário de muitos estudos envolvendo borboletas (Alcock 1994; Kemp 2000; Kemp & Wiklund 2001), não existe uma relação entre sucesso territorial e comprimento alar em *P. phronius*. Por outro lado, machos mais pesados de *P. phronius* tendem a ser residentes, e mesmo havendo uma correlação entre peso e comprimento alar, esta última característica não exerceu influência sobre o status dos machos. Duas questões principais emergem destes resultados:

- 1) A falta de uma relação entre comprimento alar e sucesso territorial em algumas espécies de borboletas (Kemp & Wiklund 2001) pode ser devido ao fato de que esta variável não representa bem o tamanho e conseqüentemente sua influencia no RHP.
- 2) Qual mecanismo poderia explicar a relação entre peso e RHP? Talvez estas disputas escalonem até fases com contato físico, nas quais machos mais pesados consigam causar mais dano. Se isto ocorre, algumas características fortemente associadas com a massa corporal podem estar sendo usadas como indicativas do

RHP. Alternativamente, a quantidade de danos durante uma disputa pode ser muito baixa, mas talvez exista uma correlação entre reserva energética e peso (Marden & Waage 1990; Marden & Rollins 1994). Nesta situação, machos com maior quantidade de energia podem persistir por mais tempo ou brigar com maior intensidade.

Se o peso é importante, as disputas devem ser mais longas quando os indivíduos possuem pesos semelhantes. Em algumas das fases, provavelmente nas fases finais do combate, deve haver contato físico entre os rivais. Entretanto, se a reserva energética é utilizada para definir os vencedores, machos mais pesados devem possuir mais gordura e as disputas, em princípio, devem ocorrer sem contato físico. A duração delas será dependente da quantidade de gordura do macho perdedor (Maynard Smith & Parker 1976; Leimar & Enquist 1984; Enquist et al. 1990) .

Finalmente, é provável que o RHP seja definido por um conjunto de características fenotípicas dos indivíduos. Machos de *P. phronius* perdem peso com o envelhecimento e, portanto, a idade também deve ser importante no status territorial. Dependendo das regras utilizadas nas disputas, é possível que outros fatores como capacidade de manobra, ou o valor do território influenciem no resultado das interações territoriais destes insetos.

## Literatura Citada

- Alcock, J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ethology* **97**, 103-118.
- Dreisig, H. 1995. Thermoregulation and flight activity in territorial male graylings, *Hipparchia semele* (Satyridae), and large skippers, *Ochlodes venata* (Hesperiidae). *Oecologia* **101**, 169-176.
- Dyck, H.V. 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour* **53**, 39-51.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. & Segerdahl, N. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* **40**, 1-14.
- Fischer, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour* **61**, 723-732.
- Freitas, A.V.L., Benson, W.W., Marini-Filho, O.J. & Carvalho, R.M. 1997. Territoriality by the dawn's early light: the neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolini). *Journal of Research on the Lepidoptera* **34**, 14-20.
- Gothard, K., Nylin, S. & Wiklund, C. 1999. Mating system evolution in response to search costs in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 424-429.
- Ide, J. 2004. Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research* **19**, 189-196.

- Kemp,D.J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology* **11**, 591-596.
- Kemp,D.J. 2003. Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**, 7-13.
- Kemp,D.J. & Rutowski,R.L. 2001. Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in *Hypolimnys bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Natural History* **35**, 1399-1411.
- Kemp,D.J. & Wiklund,C. 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**, 429-442.
- Leimar,O. & Enquist,M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **111**, 475-491.
- Marden,J.H. & Rollins,R.A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* **48**, 1023-1030.
- Marden,J.H. & Waage,J.K. 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* **39**, 954-959.
- Maynard Smith,J. & Parker,G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**, 159-175.
- Pivnick,K.A. & McNeil,J.N. 1987. Diel patterns of activity of *Thymelicus lineola* adults (Lepidoptera: Hesperiiidae) in relation to weather. *Ecological Entomology* **12**, 197-207.

- Ravenscroft, N.O.M. 1994. Environmental influences on mate location in male chequered skipper butterflies, *Carterocephalus palaemon* (Lepidoptera: Hesperidae). *Animal Behaviour* **47**, 1179-1187.
- Rutowski, R.L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist* **138**, 1121-1139.
- Rutowski, R.L. 2000. Postural changes accompany perch location changes in male butterflies (*Asterocampa leilia*) engaged in visual mate searching. *Ethology* **106**, 453-466.
- Rutowski, R.L., Demlong, M.J. & Leffingwell, T. 1994. Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa*, Nymphalidae). *Animal Behaviour* **48**, 833-841.
- Wickman, P.O. 1985. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**, 233-238.
- Wickman, P.O. & Wiklund, C. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour* **31**, 1206-1216.